Caldasia 17 (1): 149-172, 1992

ABEJAS EUGLOSINAS DE COLOMBIA (HYMENOPTERA: APIDAE) I. CLAVES ILUSTRADAS

MARÍA ARGENIS BONILLA-GÓMEZ
Universidad Nacional de Colombia, A.A. 77038, Santafé de Bogotá, Colombia.

GUIOMAR NATES-PARRA
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia A.A. 23227, Santafé de Bogotá, Colombia

Resumen

Revisando diferentes fuentes de literatura y colecciones de abejas en Colombia y el exterior se encontró para Colombia un total de 108 especies de abejas de la subfamilia Euglossinae repartidas en 5 géneros: *Aglae* (1 especie), *Eufriesea* (30 especies), *Euglossa* (60 especies), *Eulaema* (13 especies) y *Exaerete* (4 especies). Se registran por primera vez para Colombia 11 especies de abejas euglosinas: *Eufriesea auripes, Ef. fragrocara, Ef. dressleri, Ef. xantha, Euglossa viridis, Eg. cognata, Eg. singularis, Eg. azureoviridis, Eulaema boliviensis, El. seabrai* y *El. mocsaryi*. Se presentan claves para las 108 especies de los 5 géneros así, machos y hembras de *Eufriesea, Exaerete* y *Aglae* y los machos de *Euglossa* y por primera vez una clave para los subgéneros de *Euglossa*.

Abstract

One hundred and eight euglossine bee species are registered for Colombia, distributed in five genera: *Aglae* (1), *Eufriesea* (30), *Euglossa* (60), *Eulaema* (13) and *Exaerete* (4). New records for Colombia include: *Eufriesea auripes, Ef. dressleri, Ef. fragrocara, Ef. xantha, Euglossa viridis, Eg. azureoviridis, Eg. cognata, Eg. singularis, El. boliviensis, El. seabrai* and *El mocsaryi*. Keys are given for males and females of *Aglae, Exaerete, Eulaema* and *Eufriesea* and for males of *Euglossa* of the 108 Colombian euglossines. A key for the subgenera of *Euglossa* is presented by the first time.

Introducción

Las abejas euglosinas son importantes polinizadores de muchas plantas en los bosques neotropicales a mediana y baja altura; es uno de los grupos de abejas tropicales más intensamente estudiados y ha sido utilizado para trabajos sobre coevolución planta-polinizador, dinámica de poblaciones, mimetismo, relaciones parásito-hospedero, fragmentación de los bosques, fisiología, competencia y diversos aspectos ecológicos (Roubik, 1989). Gilbert (1980) resalta su importancia como elementos claves en la especiación de orquídeas y araceas, lo que contribuye en forma significativa a aumentar la biodiversidad de los trópicos húmedos bajos, y las propone como organismos importantes para monitorear la diversidad en estos lugares. Así, el conocimiento de la biología, sistemática, ecología e historia natural de los euglosinos es fundamental para responder preguntas planteadas a la biología tropical como un todo. Este trabajo tiene como objetivos realizar un inventario de las especies de la subfamilia Euglossinae conocidas en Colombia y elaborar claves artificiales ilustradas para las especies colombianas de la subfamilia Euglossinae como un primer paso para el conocimiento de este importante grupo en Colombia.

Metodología

Siguiendo la clasificación propuesta por Michener (1990) en el presente trabajo las abejas euglosinas se tratan como subfamilia Euglossinae.

INVENTARIO: para la realización del inventario de las abejas euglosinas de Colombia las fuentes básicas de información fueron, el material colectado en salidas de campo con cebos (metil- salicilato, skatol, cineol y eugenol), la colección de abejas del Laboratorio de Abejas del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia (DBUN), la colección de abejas de la Sección de Entomología del Instituto de Ciencias Naturales- Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de Colombia en Santafé de Bogotá (UNCB) y la revisión de la literatura. Se visitaron o se recibió información sobre abejas euglosinas de las siguientes instituciones, entidades y personas: (CELM) Colección entomológica "Luis María Murillo", Instituto Colombiano Agropecuario, Tibaitatá, Santafé de Bogotá; (FFIC) Colección de Insectos de Fernando Fernández; (STRI) Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá; (FSM) Florida State Museum, Gainesville, Florida, USA; (USNM) National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. USA. La identificación de las abejas se realizó mediante las claves más aceptadas para géneros, grupos de especies y especies encontradas en la literatura (Dressler, 1978a; 1978b; 1979; 1982b; 1982c; 1982d; 1985; 1987; Kimsey, 1979; 1982), comparando con material identificado por los especialistas y enviando material a dichos especialistas. Se envió material para identificación o confirmación al Dr. Robert Dressler, The Florida Natural History Museum, University of Florida, Gainesville, USA.

CLAVES: Las claves para géneros, grupos de especies y especies colombianas de Euglossinae se proponen con base en las claves existentes. Se tradujeron y modificaron teniendo en cuenta características de las especies colombianas y se ilustraron con dibujos originales realizados en cámara lúcida y otros redibujados de las publicaciones existentes. En las claves se incluyen las especies registradas en el inventario. Se revisó la sinonimia de todas las especies en Kimsey & Dressler (1986). A lo largo de las claves propuestas se utilizan algunas características típicas de los euglosinos (Fig. 1) que han sido descritas en general por Kimsey (1987), Dressler (1978a; 1982a) para *Euglossa* y Kimsey (1982) para *Eufriesea.* Estas características corresponden, en su gran mayoría, a modificaciones presentadas en las patas de los machos para la colección y transporte de sustancias aromáticas (Fig. 2).

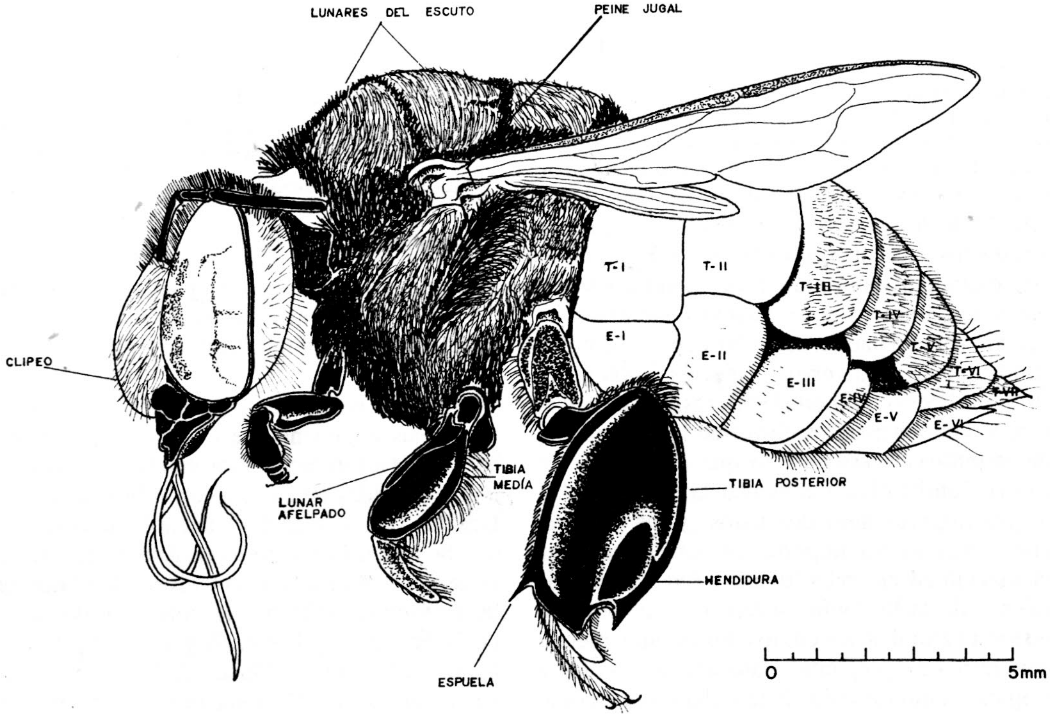


Figura 1. Características típicas de la subfamilia Euglossinae. Macho de *Eufriesea purpurata.*

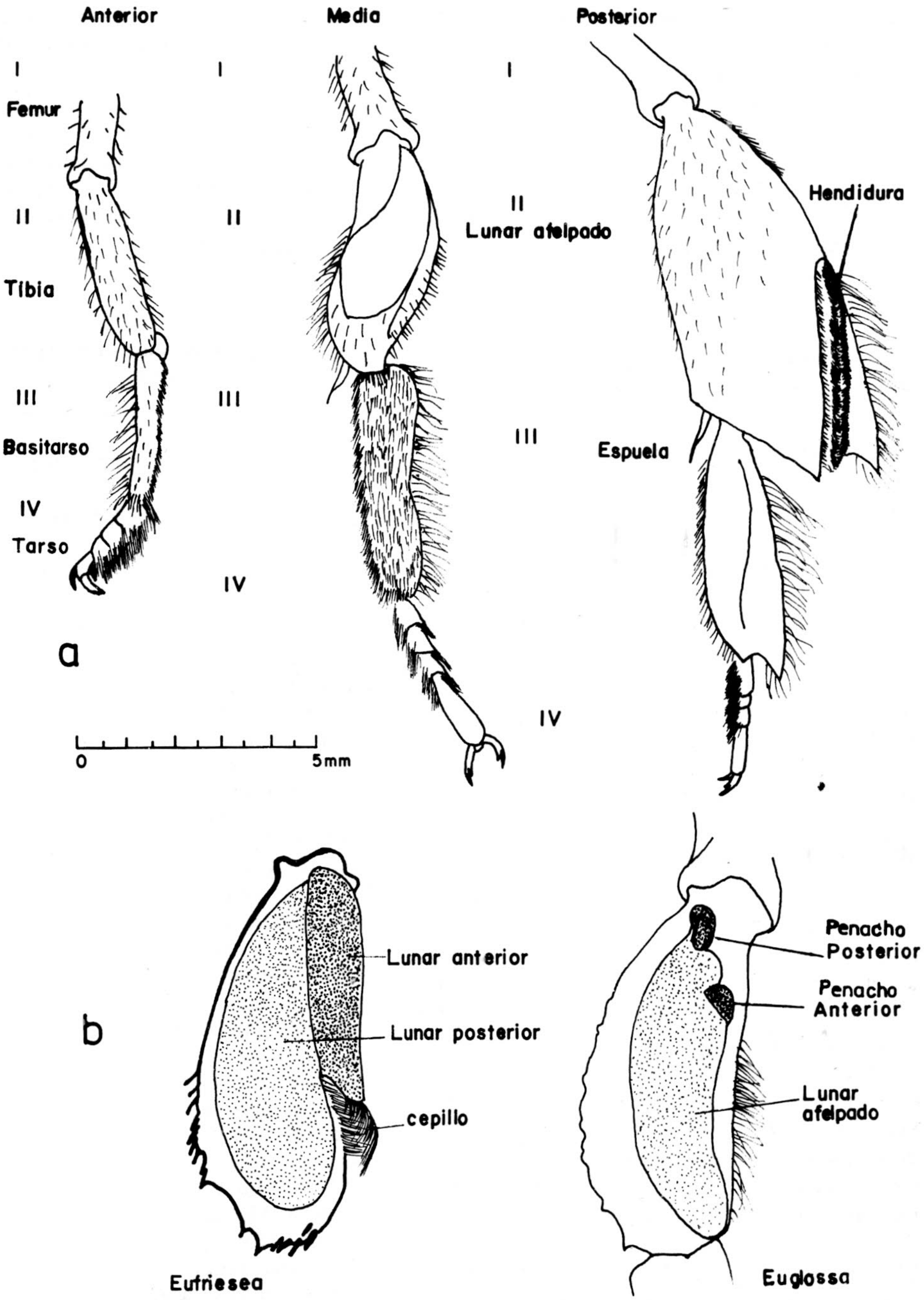

Anterior
Media
Posterior
I
I
I
Femur
II
II
II
Tibia
Lunar afelpado
Hendidura
III
III
III
Basitarso
Espuela
IV
IV
IV
Tarso
a
0
5mm
b
Lunar anterior
Lunar posterior
cepillo
Penacho
Posterior
Penacho
Anterior
Lunar
afelpado
Eufriesea
Euglossa

Figura 2. Estructura de las patas de Euglossinae. a. Patas del macho de *Eulaema meriana* (Redibujado de Kimsey, 1987); b. Lunar afelpado de la tibia media del macho, posición de los penachos anterior y posterior.

En las claves para las especies de *Eufriesea* se utilizan dos términos que describen ornamentaciones del clípeo, ribete, ampliamente redondeado en sección transversal y lomo, marcadamente agudo (Fig. 3).

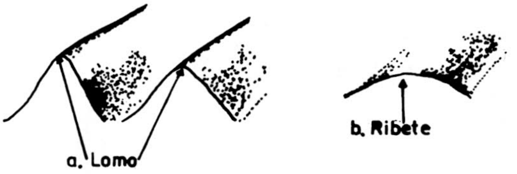


Figura 3. Ornamentaciones del clípeo de *Eufriesea* (Redibujado de Kimsey, 1982).

La palabra tórax es usada para el tórax + el propodeo (primer segmento abdominal). La numeración de los segmentos abdominales se hace a partir del primer segmento visible. Se utilizan las abreviaturas T-I, T-II, etc. y E-I, E-II, etc. para referirse a los tergitos (escleritos dorsales) y esternitos (escleritos ventrales), respectivamente.

Los nombres genéricos de las abejas euglosinas se abreviaron así, *Ag.* (*Aglae*), *Ef.* (*Eufriesea*), *Eg.* (*Euglossa*), *El.* (*Eulaema*) y *Ex.* (*Exaerete*) siguiendo lo propuesto por Dressler (1982a).

Resultados y discusión

INVENTARIO: de acuerdo con el material examinado, lo registrado en la literatura y referencias de colecciones en el exterior, las abejas euglosinas se encuentran representadas en Colombia por 108 especies y 5 géneros (Tabla 1), así: *Aglae* (1 especie), *Eufriesea* (30 especies), *Euglossa* (60 especies), *Eulaema* (13 especies) y *Exaerete* (4 especies). Hasta el momento de éstas han sido colectadas 81 especies restando 27 especies, que por su distribución en los límites con Colombia seguramente aparecerán en muestreos más intensivos.

El número de especies de abejas euglosinas registradas para Colombia resultó alto comparado con el de todo el Neotrópico. Así, de un total de 174 especies neotropicales, en el país se han encontrado hasta el momento 108, siendo ésto más del 60% del total. La gran diversidad de flora y clima presentes y la posición entre Centro América y la Cuenca Amazónica, permite la confluencia de especies provenientes de otras regiones.

Se registran por primera vez para Colombia 11 especies de abejas pertenecientes a los géneros *Eufriesea* (4 especies), *Euglossa* (4 especies) y *Eulaema* (3 especies) confirmando lo supuesto por Dressler (1990, Com. pers).

Tabla 1. Lista de las especies de Euglossinae presentes en Colombia.

Aglae Lepeletier & Serville

Aglae caerulea Lepeletier & Serville

Eufriesea Cockerell

anisochlora (Kimsey)
auripes (Gribodo)
chrysopyga (Mocsáry)
concava (Friese)
dressleri (Kimsey)
duckei (Friese)
elegans (Lepeletier)
excellens (Friese)
fallax (F. Smith)
flaviventris (Friese)
formosa (Mocsáry)
fragrocara (Kimsey)
lucida (Kimsey)
lucifera Kimsey
macroglossa (Moure)
magrettii (Friese)
mussitans (Fabricius)
nigrescens (Friese)
ornata (Mocsáry)
pretiosa (Friese)
pulchra (F. Smith)
purpurata (Mocsáry)
rufocauda (Kimsey)
schmidtiana (Friese)
superba (Hoffmannsegg)
surinamensis (Linnaeus)
theresiae (Mocsáry)
venezolana (Schrottky)
venusta (Moure)
xantha (Kimsey)

Euglossa Latreille

Subgénero *Glossura*

Grupo I- *intersecta*
intersecta Latreille
Grupo II- *rugilabris*
rugilabris Moure
Grupo III- *piliventris*
chalybeata Friese
ignita F. Smith
imperialis Cockerell
flammea Moure
piliventris Guérin

Subgénero *Glossurella*

Grupo V- *bursigera*
allosticta Moure
asarophora Moure
augaspis Dressler
bursigera Moure
crassipunctata Moure
dodsoni Moure
fuscifrons Dressler
gorgonensis Cheesman
laevicincta Dressier
macrorhyncha Dressler
parvula Dressler
prasina Dressler
sapphirina Moure
stilbonata Dressler
trinotata Dressler
turbinifex Dressler
viridifrons Dressler

Subgénero *Euglossella*

Grupo VII- *viridis*
cyanura Cockerell
perviridis Dressler
singularis Mocsáry
viridis (Perty)

Subgénero *Euglossa*

Grupo VIII- *analis*
analis Westwood
bidentata Dressler
cognata Moure
mixta Friese
retroviridis Dressler
villosiventris Moure
Grupo X- *cybelia*
championi Cheesman
cybelia Moure
dressleri Moure
ioprosopa Dressler
maculilabris Moure
nigropilosa Moure
Grupo XI- *purpurea*
amazonica Moure
dissimula Dressler
gibbosa Dressler
hansoni Moure
heterosticta Moure
igniventris Friese
magnipes Dressler
mourei Dressler
townsendi Cockerell
Grupo XII- *cordata*
azureoviridis Friese
chlorina Dressler
cyanaspis Moure
deceptrix Moure
despecta Moure
gaianii Dressler
hemichlora Cockerell
liopoda Dressler
modestior Dressler
tridentata Moure
variabilis Friese

Eulaema Lepeletier

boliviensis (Friese)
bombiformis (Packard)
bomboides (Friese)
cingulata (Fabricius)
leucopyga (Friese)
meriana (Oliver)
mocsaryi (Friese)
nigrita (Lepeletier)
peruviana (Friese)
polychroma (Mocsáry)
polyzona (Mocsáry)
seabrai Moure
speciosa (Mocsáry)

Exaerete Hoffmannsegg

dentata (Linnaeus)
frontalis (Guérin-Méneville)
smaragdina (Guérin-Méneville)
trochanterica (Friese)

Los 4 registros nuevos de *Eufriesea* son poco comunes en las colecciones revisadas y parecen estar restringidas a áreas muy específicas.*Eu-*

friesea auripes se había encontrado en Venezuela, Guiana, Perú y Brasil (Kimsey, 1982); en Colombia se halló en los bosques de galería de la zona nororiental de la Reserva La Macarena cerca de San Juan de Arama. *Eufriesea dressleri* se conocía de Panamá, y aunque Kimsey en 1982 había pronosticado su presencia en el Norte de Colombia, esta especie se colectó en la Orinoquia cerca de San Juan de Arama. *Eufriesea xantha* sólo se había encontrado en Guiana; en el país se colectó en la Amazonía. De *Eufriesea fragrocara* se encontró solamente un ejemplar proveniente de la Amazonía, esta especie se había registrado en Ecuador y Perú.

Al igual que el género anterior los 4 nuevos registros de *Euglossa* son muy poco comunes. Según Dressler, *Euglossa cognata* parecía ser una especie de Panamá y Ecuador pero en Colombia se encontró en la región Atlántica (proveniente probablemente de Centroamérica) y en la Orinoquía. De *Euglossa singularis,* especie muy escasa, se encontraron 3 ejemplares de la Amazonía confirmando suposiciones de Dressler. *Euglossa viridis,* según Dressler, podría aparecer en la Amazonia, sin embargo se encontró por encima de los 2000 m en Inzá (Cauca) y en el límite sur-occidental Orinoquia-Amazonia, de donde suponemos que podría aparecer en la zona norte de la Amazonia. *Euglossa azureoviridis* parecía ser una especie típicamente Centroamericana, sin embargo, en el país se encontró en el norte de la Serranía de La Macarena, un lugar que por sus registros de euglosinos y otros himenópteros, resulta especialmente interesante.

En *Eulaema* dos especies (*El. mocsaryi* y *El. boliviensis*) están muy restringidas en distribución mientras que la restante (*El. seabrai*) está ampliamente distribuida. *El. boliviensis,* tal como lo pronosticó Dressler, apareció en Colombia en la región Andina (Charalá, Santander del Sur), a 1300 m de altura aproximadamente. *El. mocsaryi,* una especie típicamente amazónica se confirma en Colombia en dicha región. *El. seabrai,* a pesar de tener una amplia distribución en el Neotrópico solo hasta ahora se registra para Colombia y aparece en casi todas las regiones naturales excepto en la Pacífica.

CLAVES: Se presentan claves para las 108 especies de los 5 géneros de la subfamilia encontradas en Colombia haciendo énfasis en caracteres morfológicos externos. Estas claves son una ayuda para la identificación en el campo de las especies de *Aglae, Eufriesea, Eulaema* y *Exaerete* y los subgéneros y grupos de especies de *Euglossa.* La clave para las especies de *Eufriesea* se basa parcialmente en la propuesta por Kimsey en 1982 modificándola para las especies presentes en Colombia y las que por su distribución en los límites con Colombia probablemente se encuentren (30 en total).

Las claves para las especies de *Euglossa* presentes en Colombia son únicamente para machos ya que, por una parte, no se conocen las hembras de muchas especies (de las cuales abundan en las colecciones los machos capturados con cebos) y por otra, muchas especies de este género, especialmente las más pequeñas, son muy similares entre sí. Dada la gran cantidad de especies del género, éstas se trabajaron en cada uno de los subgéneros presentes en Colombia, inicialmente a nivel de grupo de especies y luego en cada uno de los grupos las especies respectivas; de esta manera, los grupos de especies facilitan el manejo de especies que compartes características estructurales. Se presentan, por primera vez, claves para las especies de los grupos *cordata* y *purpurea* del subgénero *Euglossa* presentes en Colombia. En el grupo *analis* del mismo subgénero, mediante la clave propuesta por Dressler (1982b) era imposible llegar hasta especie con ejemplares que resultaban afines a *Eg. mixta* y también a *Eg.iopyrrha.* Así que la revisión cuidadosa, tanto del material de las colecciones como de ejemplares de la colección de referencia de material de Colombia presente en el Florida State Museum enviada por Dressler, llevan a concluir que la característica de la forma del penacho de la tibia media con que se llega hasta *Eg. mixta* no es correcta y debe modificarse, por lo menos para las especies de Colombia así: penacho de la tibia media profundamente mellado (ver clave para las especies del subgénero *Euglossa* grupo *analis*).

No se presenta clave para las especies del subgénero *Euglossella* dado que no se dispone de ejemplares de *Eg. perviridis* y *Eg. cyanura.*

La clave para los subgéneros de *Euglossa* no se había realizado antes y resulta muy útil en este género donde aparentemente faltan muchas especies por describir; la ubicación preliminar en cada subgénero permite ubicar estas especies por lo menos a nivel de grupo de especies.

Las claves para las especies de *Eulaema* y *Exaerete* son muy sencillas por el bajo número de especies involucradas y se modificaron ligeramente las propuestas por Dressler (1979) y Kimsey (1979) para cada género respectivamente. En estas claves se incluyen características de machos y hembras que permiten una rápida identificación de cualquier ejemplar de estos grupos.

Se observaron ligeras variaciones en la coloración de algunos ejemplares que pueden ser producidas por el método de colección o la mala preservación en las colecciones.

Clave para los géneros de Euglossinae presentes en Colombia (Adaptada de Kimsey, 1987).

1a. Tibia posterior tres o más veces más larga que ancha en ambos sexos (Figs. 4a, 4e); alas uniformemente negruzcas; tibia posterior de la hembra un poco inflada, sin corbícula; cuerpo alargado; parásitas **2**

1b. Tibia posterior dos veces más ancha que larga o menor en ambos sexos (Figs. 4b, 4c, 4d); alas con tinte pardo o la mitad negra y la otra mitad blancuzca; tibia posterior de la hembra plana y con corbícula; cuerpo más corto; no parásitas **3**

2a. Fémur posterior hinchado y usualmente denticulado ventralmente; tibia posterior curvada y expandida apicalmente (Fig. 5); escutelo convexo con tubérculos sublaterales (Fig. 6); integumento generalmente verde o con brillos azules .... ***Exaerete***

2b. Fémur posterior delgado y sin modificaciones; tibia posterior recta y estrecha apicalmente (Fig. 4a); escutelo plano; integumento usualmente oscuro, azul plomizo .... ***Aglae caerulea***

3a. Labro blanquecino con dos manchas grandes ovales y oscuras; casi siempre con una banda blanca a lo largo del borde interno del ojo; hendidura de la tibia posterior del macho corta, no alcanza el margen apical y está curvada basalmente (Fig. 4d); tibia media del macho con dos, o raramente uno o tres, penachos pequeños de setas afelpadas en el extremo basal del lunar afelpado grande (Fig. 2b); hembras con un penacho de setas en el escutelo; abejas metálicas, los pelos no ocultan el color del integumento .... ***Euglossa***

3b. Labro no blaquecino; sin una banda blanca a lo largo del borde interno del ojo; hendidura de la tibia posterior del macho larga, alcanzando el margen apical, amplia y no curvada basalmente (Figs. 4b, 4c); tibia media del macho con un lunar afelpado basal ligeramente más pequeño adyacente al lunar grande; hembras con (*Eulaema*) o sin (*Eufriesea*) penacho en el escutelo; abejas muy peludas, los pelos ocultan el color del integumento **4**

4a. Palpo labial 4-segmentado; cara con brillos metálicos verdes o azules, nunca con marcas blandas en el clípeo; varios lomos en el clípeo .... ***Eufriesea***

4b. Palpo labial 2-segmentado; cara negra o parda, casi siempre con marcas blancas en el clípeo; clípeo con un sólo lomo fuerte en el centro ... ***Eulaema***

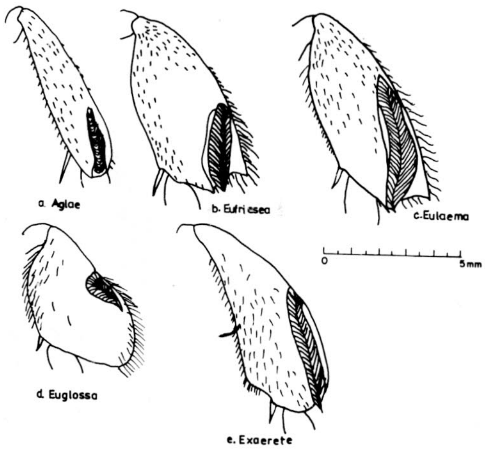


Figura 4. Forma de la tibia posterior de los machos de Euglossinae. (Modificado de Kimsey, 1982).

GÉNERO *AGLAE* Lepeletier & Serville: es un género monotípico representado por *Aglae caerulea*. Parásito de los nidos de *Eufriesea* y *Eulaema*. Son abejas grandes (23-25 mm de largo), su cuerpo es más bien aplanado y de color oscuro. Son raramente observadas o coleccionadas y como resultado se sabe muy poco acerca de su biología (Dressler, 1982a; Kimsey, 1987). Se ha encontrado en la Amazonía, Guianas, Panamá y el occidente de Colombia (Dressler, 1982a). En este trabajo se encontró solamente un ejemplar procedente de los llanos orientales (Orinoquia).

GÉNERO EUFRIESEA (Cockerell): los miembros de este género son de tamaño mediano a grande (14-26 mm de largo). Los machos tienen brillos metálicos en la cara y algunas especies tienen

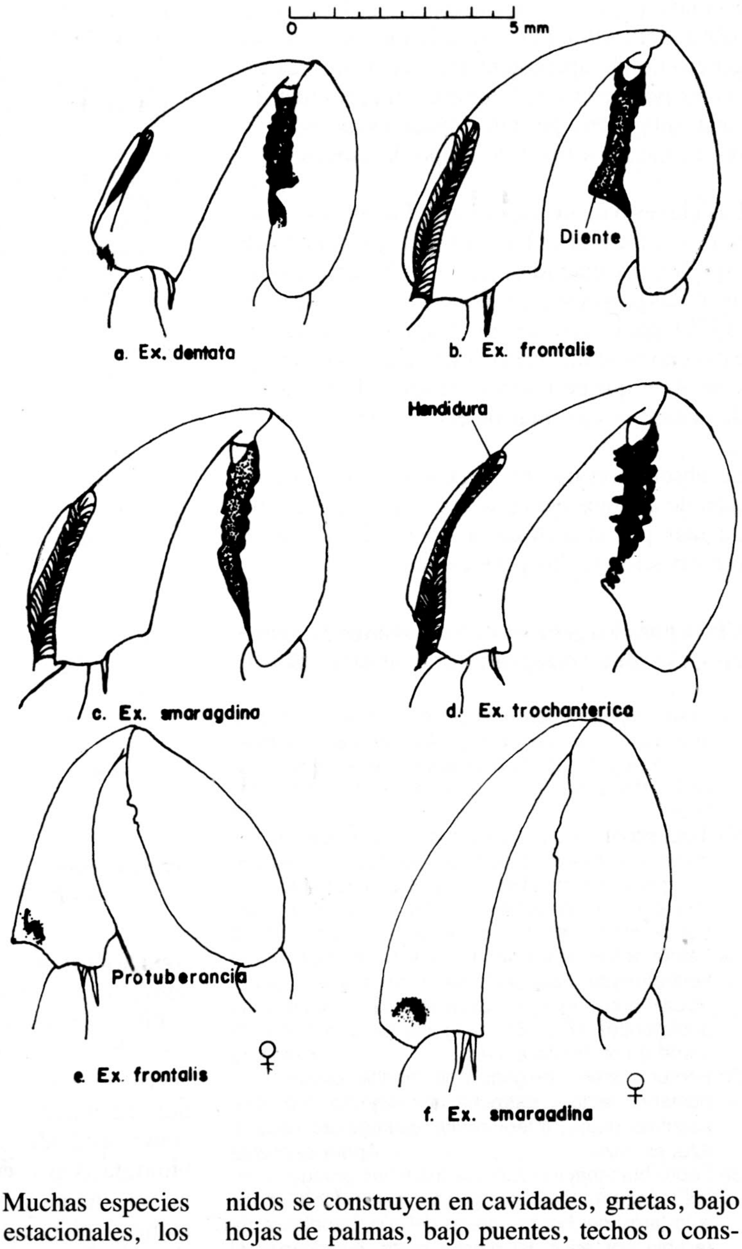

0
5 mm
Diente
a. Ex. dentata
b. Ex. frontalis
Hendidura
c. Ex. smaragdina
d. Ex. trochanterica
Protuberancia
e. Ex. frontalis
♀
f. Ex. smaragdina
♀

Figura 5. Patas de *Exaerete*. (Redibujado de Kimsey, 1979).

colores metálicos brillantes. Muchas especies de *Eufriesea* son altamente estacionales, los adultos aparecen solamente dos o tres meses al año (usualmente en la estación lluviosa) y por esta razón son escasas en las colecciones. *Eufriesea* construye nidos solitarios y el principal material de colección lo constituyen las resinas de plantas. Las celdas son construídas con resinas, con pedazos de corteza embebidos en la capa externa y forradas interiormente con cera. Los nidos se construyen en cavidades, grietas, bajo hojas de palmas, bajo puentes, techos o construcciones viejas, también han sido encontrados en nidos activos de hormigas y termitas (Dressler, 1982a; Kimsey, 1982; Kimsey, 1987). Los nidos de *Eufriesea* son parasitados por *Exaerete dentata* (Kimsey, 1979) y *Hoplomutilla* sp. (Hymenoptera: Mutillidae) (Lenko, 1964, citado por Kimsey, 1987).

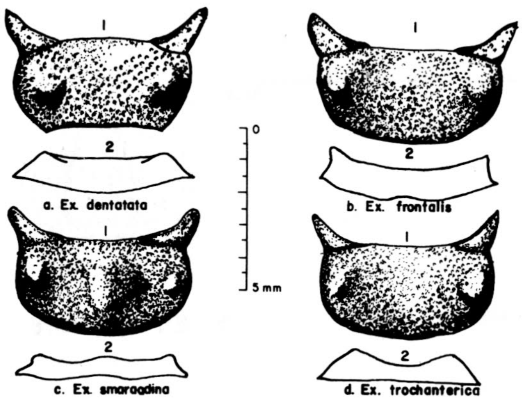


Figura 6. Protuberancias del escutelo de *Exaerete*. (Redibujado de Kimsey, 1979).

Clave para las especies de *Eufriesea* presentes en Colombia (Modificada de Kimsey, 1982).

1a. Abdomen con seis tergitos visibles; antena con doce segmentos; tibia posterior aplanada y con corbícula; sin lunares en el escuto; hembras . **2**

1b. Abdomen con siete tergitos visibles (Fig. 1); antena con trece segmentos; tibia posterior inflada con una hendidura posterior y sin corbícula (Fig. 1); usualmente con lunares en el escuto; machos **25**

2a. Lengua larga, llegando hasta E-II o más allá, dos o más veces tan larga como la longitud del ojo . **3**

2b. Lengua corta, no llegando hasta E-II, menos de dos veces tan larga como la longitud del ojo . **13**

3a. Uno o más tergitos bandeados completamente, una parte con setas negras y la otra con amarillas o blancas **4**

3b. Tergitos no bandeados, al menos no completamente **7**

4a. Mitad basal del ala anterior negruzca, mitad apical blanca o clara; integumento de T-II-III mitad negro y mitad verde **5**

4b. Ala anterior uniformemente parda; integumento de T-II-III no mitad negro y mitad verde **6**

5a. T-I bronce con setas predominantemente blanquecinas; banda anterior de T-II-III verde oscuro con setas negras cortas, banda posterior verde con setas blanquecinas largas; T-IV verde y T-V-VI violeta-verde, todos con setas largas naranja .... ***Ef. ornata***

5b. T-I negro con setas negras; mitad anterior hasta los dos tercios de TII-III verde con setas amarillas, parte posterior verde oscura con setas negras; T-IV-VI verde o verde oscuro con setas amarillas largas .... ***Ef. schmidtiana***

6a. Tercio anterior hasta el centro de T-II verde con setas amarillas, banda posterior pardo hasta cobrizo o verde con setas amarillas; T-II-VI cobre a bronce con setas amarillas densas . ***Ef. elegans***

6b. Cuarto anterior hasta el centro de T-II-III negruzco o verde oscuro con setas negras, banda posterior verde amarillenta hasta bronce con setas amarillas; TIV-VI bronce con setas amarillas largas .... ***Ef. duckei***

7a. Celda media del ala anterior más oscura que el resto del ala .... ***Ef. surinamensis***

7b. Celda media del ala anterior del mismo color que el resto del ala **8**

8a. Abejas de apariencia afelpada; todos los tergos con setas pardas; cabeza, tórax y tergitos fuscos con algunos brillos azules o violeta en la cara; setas pardas largas cubriendo el cuerpo entero .... ***Ef. nigrescens***

8b. Abejas de apariencia no afelpada; todos los tergitos con setas amarillas largaso TI-II con setas negras y el resto con setas amarillas; casi toda la cabeza y el tórax pardos o negros **9**

9a. Lengua alcanza máximo E-IV; clípeo con un lomo medial bajo entre dos ribetes en forma de paréntesis **10**

9b. Lengua alcanza E-IV o pasa la punta del abdomen; clípeo con un lomo o ribete medial **11**

10a. Lengua alcanza E-IV; T-I-VI bronce hasta cobre; cabeza pardo oscuro a negro con brillos azules a dorado en la cara; tórax pardo oscuro .... ***Ef. flaviventris***

10b. Lengua alcanza E-I ó E-II; T-I-III y algunas veces IV anteriormente cobrizo, posteriormente verde a bronce; T-IV-VI cobrizo o verdoso; cara negra con brillos azules o verdes, resto de la cabeza y tórax negros .... ***Ef. fallax***

11a. Cabeza y tórax completamente negros con setas negras largas; T-I-II verde con setas negras; T-III verde con setas amarillas; T-IV verde a bronce con setas amarillas; margen anterior de T-V pardo claro, posterior y T-VI cobrizo con setas amarillas largas; clípeo con un ribete medial pulido, sin punturación .... ***Ef. pretiosa***

11b. Cabeza y tórax no completamente negros; cara violeta o azul acero; tergitos no con la coloración anterior; clípeo con un ribete medial bajo punturado **12**

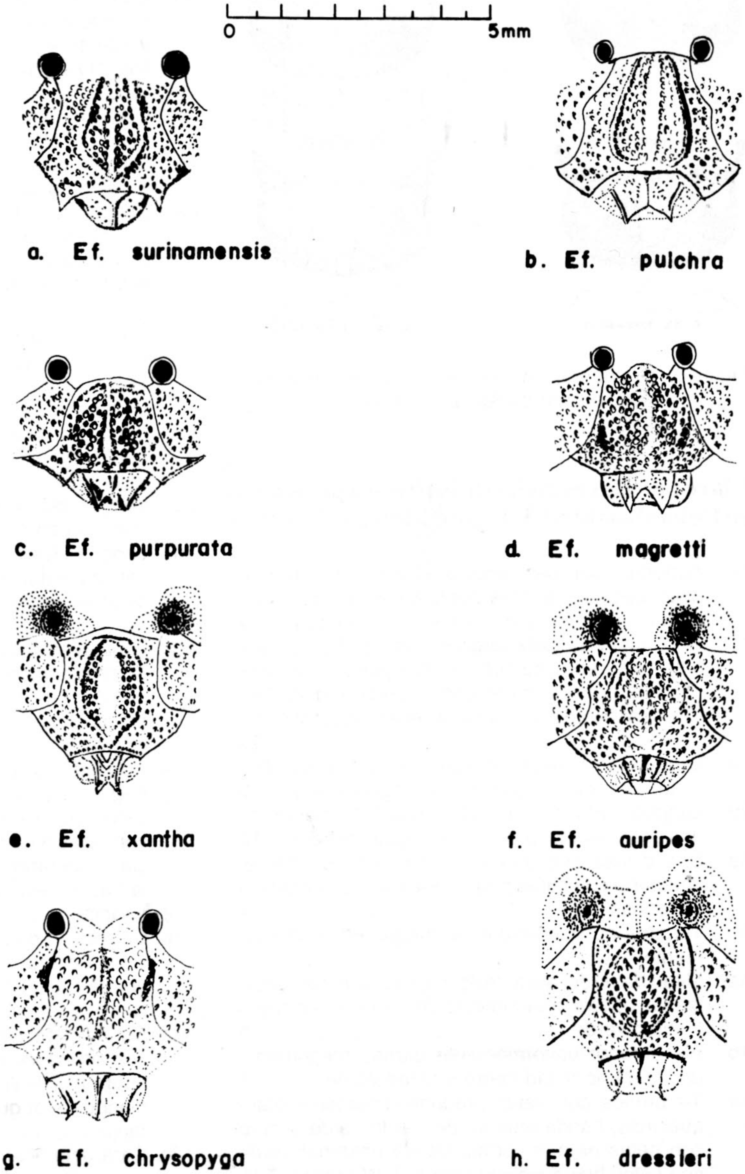
12a. Cara violeta; resto de la cabeza negra; tórax negro con brillos violeta; T-I violeta a verde con setas negras; T-II-VI cobre, bronce o verde dependiendo del ángulo de la luz, con setas amarillo-naranja .... ***Ef. macroglossa***

12b. Cara azul acero; resto de cabeza y tórax violeta a azul; T-I verde con setas negras; T-II-VI dorsalmente cobre y lateralmente verde, con setas naranja .... ***Ef. venusta***

13a. Integumento de T-III negro, violeta hasta azul o verde oscuro, mitad con setas negras y la otra mitad con setas blanquecinas **14**

13b. Integumento de T-III cobre, bronce, verde amarillento o escarlata **16**

14a. Cabeza y tórax negros; T-I-III con setas negras y T-IV-VI con setas amarillas o T-I-VI con setas ne-



a. Ef. surinamensis
b. Ef. pulchra
c. Ef. purpurata
d. Ef. magretti
e. Ef. xantha
f. Ef. auripes
g. Ef. chrysopyga
h. Ef. dressleri

Figura 7. Labro y clípeo de *Eufriesea.*

gras; clípeo con un lomo central fuerte con punteaduras pequeñas, densas .... ***Ef. venezolana***

14b. Cabeza y tórax púrpura o azul oscuro; T-I-III con setas negras excepto las esquinas posteriores de T-III con setas amarillo pálido **15**

15a. Clípeo con un lomo central toscamente punturado; E-III-VI con una fila de setas fimbriadas en los márgenes apicales; tergitos de varios colores sin un lomo medial; T-I violeta con setas negras; T-II-III azules; T-IV-VI verde amarillento con setas amarillas largas .... ***Ef. theresiae***

15b. Clípeo con una franja medial sin punturas (Fig. 7d); sin setas fimbriadas en los márgenes apicales de E-III-VI; tergitos negros con un lomo medial sin punturas; T-I-II negros con brillos violeta y setas negras; T-IV-VI negros con brillos violeta y setas amarillas largas en algunos individuos y negras en otros .... ***Ef. magrettii***

16a. Clípeo con dos o tres lomos o ribetes (Figs. 7a. 7b, 7c, 7e,) **17**

16b. Clípeo con un lomo o ribete central (Fig. 7g) . **19**

17a. T-I negro con setas negras y T-II-VI amarillentos con setas naranja o amarillas; cabeza y tórax pardo oscuro hasta negro; cara con brillos azules .... ***Ef. mussitans***

17b. T-I-V naranja a bronce; cara azul, resto de cabeza y tórax negros **18**

18a. Clípeo con dos lomos sublaterales sin punturas, banda central arrugada, continuándose arriba como una banda interantenal; tergitos bronce .... ***Ef. superba***

18b. Clípeo con dos lomos sublaterales, aplanado y pulido medialmente. T-I pardo verdoso con setas negras; T-II-VI bronce con setas amarillas .... ***Ef. concava***

19a. Cara violeta, azul o amarilla hasta verde dorado con setas amarillas erectas **20**

19b. Cara negra o violeta con setas negras **21**

20a. Cara amarilla o verde oscuro con violeta; tórax negro con setas negras cortas y erectas; T-II negro con setas negras; T-III-VI naranja hasta verde amarillento con setas amarillas ..... ***Ef. pulchra***

20b. Cabeza verde; tórax negro o violeta oscuro; T-I azul o negro; T-II-VI verde dorado o rojizo .. **22**

21a. Lengua alcanza la coxa posterior; escutelo ancho y plano dorsal .... ***Ef. lucifera***

21b. Lengua alcanza la coxa media; escutelo ni ancho ni plano **23**

22a. T-I negro, azul verdoso hasta violeta con setas negras; T-II con setas amarillas muy cortas (da la apariencia de no tener setas); T-III-VI rojizo o verde amarillento con setas amarillas cortas; clípeo con un lomo medial que se continua arriba del margen clipeal (Fig. 7c) .... ***Ef. purpurata***

22b. T-I negro con setas amarillas; T-II hasta la mitad anterior negro con setas negras, la posterior verde con setas negras; T-III-VI verde amarillento con setas amarillas largas .... ***Ef. formosa***

23a. Cabeza y tórax violeta; T-I-II violeta con setas negras; T-III-VI cobre o escarlata con setas amarillas largas; clípeo con un lomo medial, no deprimido en las fosas tentoriales (Fig. 7g) **24**

23b. Cabeza, tórax y T-I negros con setas negras; T-II-VI bronce, verde o violeta con setas amarillo-naranja; clípeo con un lomo medial, deprimido en las fosas tentoriales (Fig. 7f) .... ***Ef. auripes***

24a. Esquinas posteriores de T-II rojas con setas amarillo-naranja .... ***Ef. rufocauda***

24b. T-II uniformemente violeta, sin esquinas posteriores rojas, setas todas negras .... ***Ef. chrysopyga***

25a. Lengua larga, llegando hasta E-II o más allá, dos o más veces tan larga como la longitud del ojo **26**

25b. Lengua corta, no llegando hasta E-II, menos de dos veces tan larga como la longitud del ojo . **36**

26a. T-II bandeado, una parte con setas negras y la otra con amarillas o blanquecinas, integumento una parte negra y otra verde **27**

26b. T-II no bandeado **30**

27a. Mitad basal del ala anterior negra y la apical blanca; integumento de los tergitos verde **28**

27b. Ala anterior toda del mismo color café **29**

28a. T-I bronce con setas predominantemente blancas; T-IV verde; T-V-VII verde con brillos violeta, todos con setas naranja; tibia posterior verde en la mitad basal arriba de la hendidura, cubierta con setas cortas amarillas o blanquecinas; clípeo medialmente convexo .... ***Ef. ornata***

28b. T-I negro con setas negras; T-II-III mitad anterior hasta los dos tercios verde con setas amarillas, parte posterior verde oscuro a negro con setas negras; T-IV-VII verde a verde oscuro con setas amarillas largas; tibia posterior cubierta con setas cobrizas cortas, margen posterior arriba de la hendidura verde; clípeo medialmente deprimido .... ***Ef.schmidtiana***

29a. Banda anterior de T-II verde con setas amarillas, banda posterior pardo cobriza a negra; tibia posterior recubierta con setas densas amarillas; gena con micropunturas entre las punturas de tamaño mediano .... ***Ef. elegans***

29b. Banda anterior de T-II negra con setas negras, banda posterior amarilla verdosa con setas amarillas; tibia posterior negra con algunas setas amarillas cortas, especialmente en el margen anterior; gena sin micropunturas, pulida entre las punturas de tamaño mediano .... ***Ef. duckei***

30a. Celda media del ala anterior más oscura que el resto del ala .... ***Ef. surinamensis***

30b. Celda media del ala anterior del mismo color que el resto del ala **31**

31a. Todos los tergitos con setas amarillas largas . **32**

31b. No todos los tergitos con setas amarillas **33**

32a. Lengua alcanza E-IV; T-I-VII bronce a cobre o violeta (T-VII); cara verde con los márgenes laterales del clípeo violeta o rosado; resto de la cabeza negra; lunares del escuto y tégula verdes; resto del tórax violeta oscuro a negro; patas negras con brillos verdes a azules; cepillo de la tibia media continuo con el lunar afelpado anterior .... ***Ef. flaviventris***

32b. Lengua alcanza E-II; T-I-III y algunas veces IV anteriormente cobrizos, posteriormente verde a bronce con setas amarillas largas; T-IV-VII cobrizo o verdoso con setas amarillas largas; cara verde resto de la cabeza negra; lunares del escuto y tégulas verde oscuro a azul-verde; resto del tórax negro; tibia posterior revestida por setas amarillas cortas, más densas a lo largo de la mitad posterior; cepillo de la tibia media separado del lunar afelpado anterior .... ***Ef. fallax***

33a. Cepillo de la tibia media separado del lunar afelpado anterior; cara verde, resto de la cabeza azul-violeta o negro **34**

33b. Cepillo de la tibia media continuo con el lunar afelpado anterior o ausente (Fig. 2b); cara y cabeza no con la combinación anterior **35**

34a. Abejas de apariencia afelpada; cara verde con brillos violeta en el clípeo; resto de la cabeza negra; lengua llega hasta E-III-IV; lunares del escuto y tégulas verdes; resto del tórax pardo oscuro a negro; cepillo de la tibia media pequeño o ausente, separado del lunar afelpado anterior; setas pardas largas cubriendo todo el cuerpo . ***Ef. nigrescens***

34b. Abejas de apariencia no afelpada; cara verde excepto el clípeo cobrizo; resto de la cabeza azul-violeta; lengua excede la punta del abdomen; lunares del escuto y tégulas verdes; resto del tórax azul violeta; cepillo de la tibia media separado del lunar afelpado anterior; sin setas pardas cubriendo todo el cuerpo .... ***Ef. lucida***

35a. Cara azul-acero; resto de la cabeza negra; lunares del escuto azul-acero; tégulas verdes; resto del tórax negro con brillos azules o violeta; T-I violeta hasta verde con setas negras; T-II-VII cobre, bronce o verde dependiendo del ángulo de la luz y el espécimen, con setas amarillo-naranja; cepillo de la tibia media continuo con el lunar afelpado anterior .... ***Ef. macroglossa***

35b. Clípeo violeta hasta verde; resto de la cara naranja y verde; resto de la cabeza negra con brillos violeta; lunares del escuto y tégulas verdes; resto del tórax violeta oscuro a negro; T-I verde con setas negras; T-II-VII verde hasta cobre rojizo, dependiendo del ángulo de la luz, con setas amarillas largas; cepillo de la tibia media ausente .... ***Ef. venusta***

36a. Lengua alcanza la coxa media **37**

36b. Lengua alcanza la coxa posterior o E-I **45**

37a. Tibia posterior completamente revestida con setas amarillas; lunares del escuto verdes, resto del tórax negro **38**

37b. Tibia posterior no completamente revestida con setas amarillas; lunares del escuto verdes; resto del tórax verde violeta oscuro a negro o tórax completamente negro **39**

38a. Cara verde oscuro con brillos violeta; tibia posterior muy ensanchada y enteramente revestida con setas amarillas cortas (Fig. 8a); cepillo de la tibia media continuo con el lunar afelpado anterior (Fig. 9f) .... ***Ef. auripes***

38b. Cara verde, ocasionalmente verde amarillento con áreas cobre; tibia posterior con una franja de setas amarillas en el margen posterior arriba de la hendidura, setas amarillas dispersas en el resto de la tibia posterior; cepillo de la tibia media separado del lunar afelpado anterior . ***Ef. mussitans***

39a. Tibia posterior con una franja amarilla en el margen posterior o sin ella arriba de la hendidura, orla posterior negra **40**

39b. Tibia posterior con una franja verde en el margen posterior arriba de la hendidura, orla posterior parda .... ***Ef. purpurata***

40a. T-I negro o azul verde con setas negras; T-II sin o con una franja de setas amarillas y otras negras **41**

40b. T-I negro con setas amarillas claras; T-II completamente revestido con setas amarillo-naranja .... ***Ef. xantha***

41a. Tibia media sin cepillo; T-IV-VII naranja hasta amarillo verdoso con setas largas amarillo-naranja; clípeo sin lomos ni ribetes o con dos lomos sublaterales **42**

41b. Tibia media con cepillo; tergitos no con la coloración anterior; cabeza excepto la cara negra o violeta oscuro; clípeo con un lomo medial **44**

42a. T-I-II negro con setas negras; T-III naranja a amarillo verdoso con setas amarillas; cabeza amarilla a amarilla verdosa o verde oscuro; clípeo con dos lomos o ribetes sublaterales punturados **43**

42b. T-I azul-verde; T-II-III verde violeta con setas cortas negras; cabeza verde; tórax verde con el escuto azul-verde; clípeo sin lomos ni ribetes, punturación grande y somera .... ***Ef. anisochlora***

43a. Cabeza amarillo verdoso; clípeo con dos lomos sublaterales punturados toscamente y una franja medial sin punturación (Fig. 7b) .... ***Ef. pulchra***

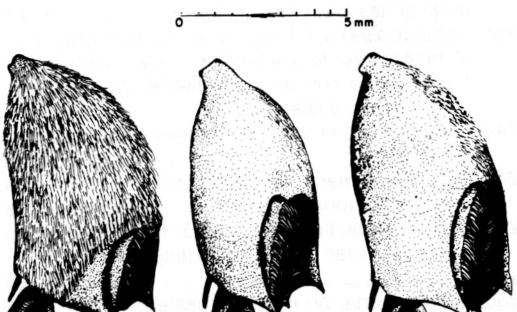
43b. Cabeza verde oscuro; clípeo con dos ribetes sublaterales escasamente punturados .... ***Ef. lucifera***

44a. Tibia posterior violeta oscuro con algunas setas amarillas dispersas en el margen anterior (Fig. 8b); orla posterior negra; T-II violeta oscuro con setas negras; T-III amarillo rojizo con setas amarillas largas, dispersas; T-IV-VII dorados con setas amarillas claras, largas y dispersas; cara naranja amarillento o verde, excepto el labro azuloso; resto de la cabeza violeta oscuro; tórax púrpura .... ***Ef. chrysopyga***

44b. Tibia posterior con una pubescencia corta sobre una franja del integumento verde, en el margen posterior arriba de la hendidura (Fig. 8c); orla posterior amarilla; T-II con una anterior amarillo verdosa y la posterior negra; T-III-IV rojizos con setas largas amarillo-naranja, apretadas; T-V-VII rojizos con setas amarillo claro, largas; cara verde a verde amarillento; labro negro con algo de verde lateralmente; resto de la cabeza negra; tórax verde oscuro a negro .... ***Ef. dressleri***

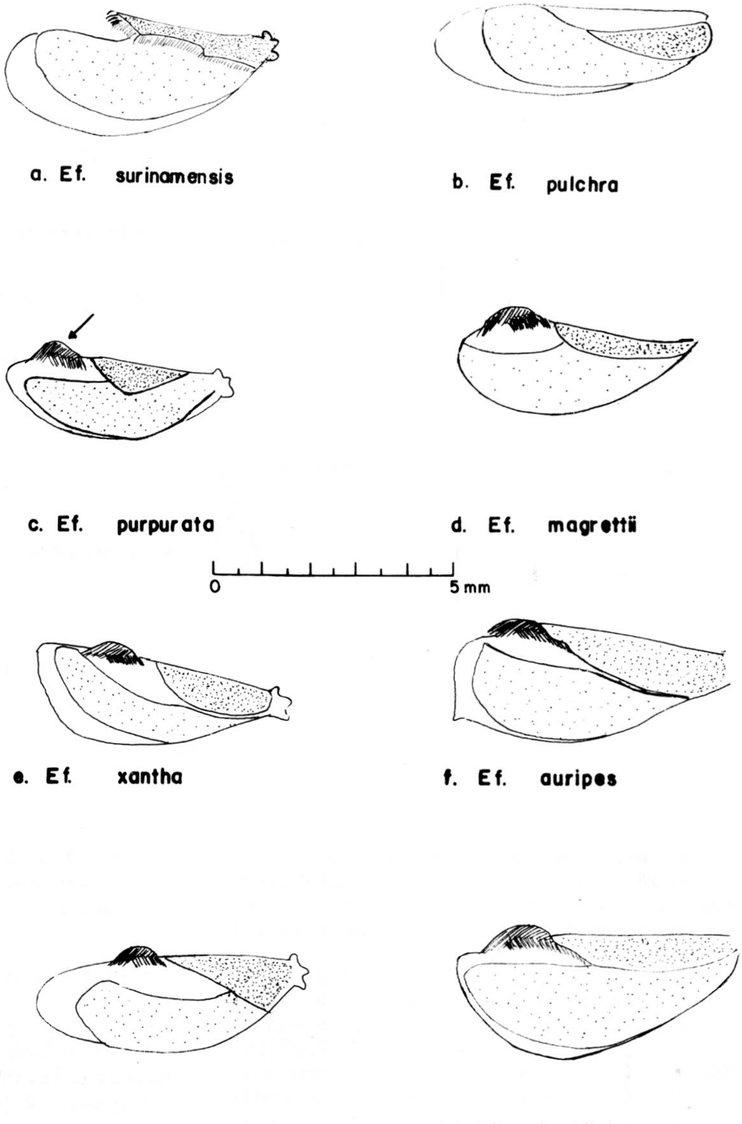
45a. T-III negro con setas negras excepto las esquinas posteriores con setas amarillas o todas negras **46**

45b. T-III no negro **47**



a. Ef. auripes b. Ef. chrysopyga c. Ef. dressleri

Figura 8. Tibia posterior de *Eufriesea*. (Redibujado de Kimsey, 1982).



a. Ef. surinamensis
b. Ef. pulchra
c. Ef. purpurata
d. Ef. magrettii
e. Ef. xantha
f. Ef. auripes
g. Ef. chrysopyga
h. Ef. dressleri

Figura 9. Lunar afelpado de la tibia media de *Eufriesea*.

46a. Cara verde; resto de la cabeza naranja; lunares del escuto verdes; resto del tórax violeta; T-I-II negro con setas negras; T-IV-VII rojo con setas amarillas .... ***Ef. excellens***

46b. Cara verde; clípeo verde púrpura; resto de la cabeza violeta; lunares del escuto azul-verde; resto del tórax violeta; T-I-II negro con brillos violeta y setas amarillo claro en algunos individuos pero todas negras en otras .... ***Ef. magrettii***

47a. T-I amarillo cobrizo oscuro a pardo verdoso . **48**

47b. T-I negro, verde o violeta rojizo con setas negras **49**

48a. Cara verde con brillos cobre; resto de la cabeza negra; tibia posterior con dos protuberancias arriba de las espuelas; cepillo de la tibia media delicado o ausente .... ***Ef. concava***

48b. Cara verde con algunas marcas naranja a rosado; resto de la cabeza negra; tibia posterior sin protu-

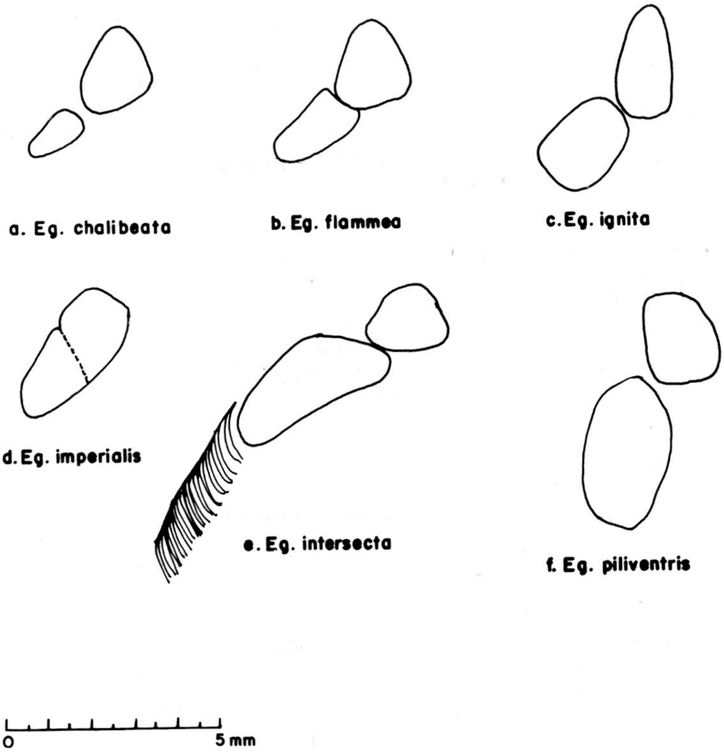


Figura 10. Penachos de la tibia media de las especies del subgénero *Glossura.*

berancias arriba de las espuelas; tibia media sin cepillo .... ***Ef. superba***

49a. T-II-VII cobre o bronce; clípeo con dos lomos sublaterales; cabeza verde o amarilla; tórax todo negro o violeta y negro **50**

49b. T-II-VII verde; clípeo con un lomo medial fuerte, sin punturación; cabeza verde con brillos rojizos, pelos faciales blancos; tórax verde; patas verdes .... ***Ef. fragrocara***

50a. Cara verde o combinación de cobre, verde amarillento y violeta; resto de la cabeza negra o violeta; tibia posterior sin protuberancias arriba de las espuelas; tibia media con cepillo **51**

50b. Cabeza amarilla a verde-amarillo, excepto el clípeo rojizo apicalmente con setas amarillas erectas; tibia posterior con dos protuberancias puntudas arriba de las espuelas; tibia media sin cepillo (Fig. 9b) .... ***Ef. pulchra***

51a. T-II violeta oscuro con setas negras, excepto las esquinas posteriores que son rojas con setas amarillo-naranja; T-III-VII naranja o verde dependiendo del ángulo de la luz, con setas amarillas largas; clípeo con tres ribetes bajos punturados .... ***Ef. rufocauda***

51b. T-II negro con setas negras; T-III-VII negros con setas negras o T-I-VII negros, T-I-II con setas negras y T-III-VII con setas amarillas o blancas; clípeo con un lomo central fuerte, con punturación pequeña y densa .... ***Ef. venezolana***

GÉNERO *EUGLOSSA* Latreille

Euglossa es el género con el mayor número de especies en Euglossinae: 103 especies descritas (Kimsey & Dressler, 1986). Son abejas pequeñas a medianas (8-18 mm de largo), con colores verde, azul, bronce o, en unas pocas especies, pardo. Los machos tienen marcas blancas conspicuas alrededor de las piezas bucales. Las especies de este género, especialmente los miembros del subgénero *Glossura,* tienen la lengua muy larga, sobrepasando ampliamente la longitud del cuerpo. Muestran poca estacionalidad y muchas especies aparecen durante todo el año, aunque el número de individuos disminuye considerablemente cerca del final de la estación lluviosa y el principio de la estación seca (Dressler, 1982a; Kimsey, 1987).

Muchas especies construyen nidos solitarios. La arquitectura de los nidos es muy variable en *Euglossa.* En los más primitivos la hembra simplemente construye un número pequeño de celdas de resina dentro de una cavidad pre-existente. Un segundo grupo de especies construye nidos aéreos. Estos nidos están determinados por el tamaño y forma del huevo y están constituidos por una vaina externa que recubre de 1 a 10 celdas, esta vaina está generalmente adherida a una ramita o fronde de palma (Kimsey, 1987).

Claves para los machos de los subgéneros de *Euglossa* presentes en Colombia (Bonilla-Gómez, 1991).

1a. Penacho anterior de la tibia media entero (Figs. 2b, 10, 11); penachos esternales presentes y de varios tipos o ausentes; lengua subigual al cuerpo o mucho más larga 2

1b. Penacho anterior de la tibia media mellado (Figs. 12, 13, 14, 15), en forma de coma (atenuado y curvado) o bilobado; penachos esternales pequeños y ampliamente separados (grandes y confluentes en *E. championi*); lengua más corta que el cuerpo . **Euglossa** (Grupos de especies VIII, X, XI y XII)

2a. Penacho anterior de la tibia media más grande que el posterior; E-II con penachos generalmente pequeños y ampliamente separados o con depresiones semicirculares presentes o ausentes 3

2b. Penacho anterior de la tibia media subigual al posterior, más pequeño o ligeramente más grande, en *E. imperialis* el penacho anterior y el posterior están muy cercanos dando la apariencia de ser uno solo (Fig. 10d); E II con hendeduras diagonales abiertas y con penachos de pelos largos .... **Glossura** (Grupos de especies I, II y III)

3a. Basitarsos medios largos y delgados, tarsos posteriores muy largos; mandíbulas tridentadas; E-II con penachos de pelo pequeños y ampliamente separados .... **Euglossella** (Grupo de especies VII)

3b. Basitarsos medios cortos y ensanchados; dos o tres dientes en cada mandíbula, E-II con depresiones semicirculares o sin ellas .... **Glossurella** (Grupo de especies V)

Subgénero *Glossura*: está representado en Colombia por 7 especies incluidas en los grupos I (*Eg. intersecta*), II (*Eg. rugilabris*) y III (5 especies). Las especies de este subgénero han sido caracterizadas por Dressler (1978a) como abejas de lengua muy larga y la mayoría delgadas y brillantes.

Clave para los machos de las especies del subgénero *Glossura* presentes en Colombia (Modificada de Dressler, 1982 a 1985).

1a. Tibia media hinchada, sin espuela, con un lunar afelpado estrecho y ralo (Fig. 10e); basitarso frontal con una orla de setas amarillas largas (4-5 m); tórax azul violeta oscuro; cabeza y abdomen verdes, verde dorado o bronce; abejas grandes (18 mm de largo) .... ***Eg. intersecta***

1b. Tibia media delgada, no hinchada, con espuela y con un lunar felpado denso; sin una orla de setas en el basitarso frontal; colores no en la combinación anterior; abejas más pequeñas (menos de 18 mm de largo) 2

2a. Labro con una banda negra muy notoria desde la base hasta el ápice .... ***Eg. piliventris***

2b. Labro blanco con dos manchas translúcidas 3

3a. Hendiduras de E-II ampliamente separadas, con una depresión en medio de ellas bien definida .... ***Eg. ignita***

3b. Hendiduras de E-II convergentes en la línea media, sin una depresión definida entre ellas 4

4a. Penachos de la tibia media estrechamente unidos, pareciendo un solo penacho subtriangular (Fig. 10d) .... ***Eg. imperialis***

4b. Penachos de la tibia media distintos, no en contacto 5

5a. Penachos de la tibia media subiguales; escutelo con una depresión en el centro muy pequeña .... ***Eg. rugilabris***

5b. Penacho posterior de la tibia media casi siempre más grande que el anterior; escutelo con una amplia depresión en el centro 6

6a. Penacho posterior más grande que el anterior, subtriangular (Fig. 10a); abdomen verde o azul, últimos tergitos rojizos en algunos ejemplares .... ***Eg. chalybeata***

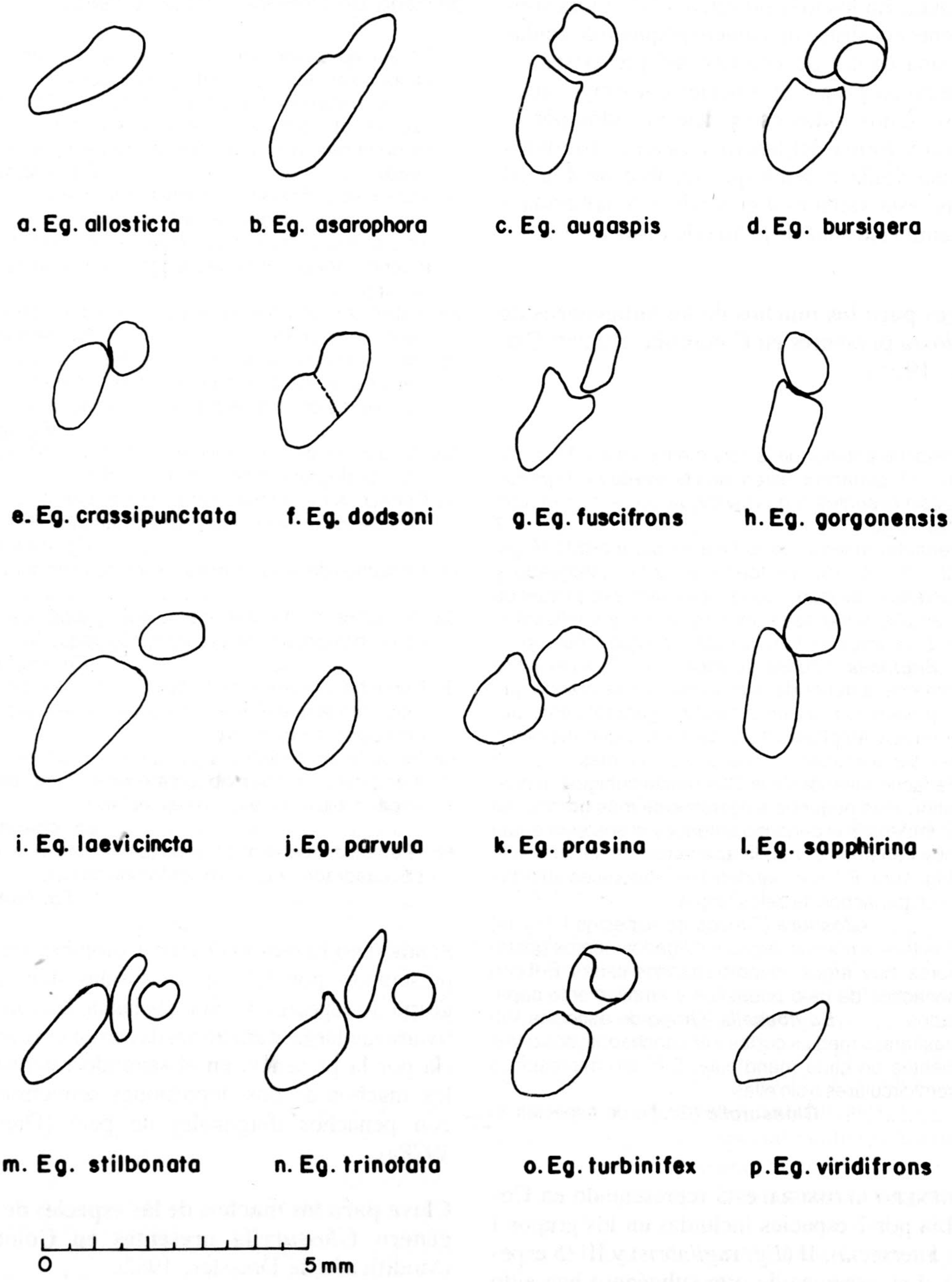
6b. Penacho posterior más pequeño que el anterior, subcuadrado; (Fig. 10b); abdomen bronce .... ***Eg. flammea***

Subgenero *Glossurella*: en Colombia está representado por 17 especies todas dentro del grupo de especies V. Son abejas de lengua relativamente larga, caracterizadas en su gran mayoría por la presencia en el segundo esternito de los machos de dos depresiones semicirculares con penachos diagonales de pelo (Dressler, 1978a).

Clave para los machos de las especies de subgénero *Glossurella* presentes en Colombia (Modificada de Dressler, 1982c).

1a. E-II sin depresiones o penachos 2

1b. E-II con depresiones definidas y penachos de pelo 8



a. Eg. allosticta

b. Eg. asarophora

c. Eg. augaspis

d. Eg. bursigera

e. Eg. crassipunctata

f. Eg. dodsoni

g. Eg. fuscifrons

h. Eg. gorgonensis

i. Eg. laevicincta

j. Eg. parvula

k. Eg. prasina

l. Eg. sapphirina

m. Eg. stilbonata

n. Eg. trinotata

o. Eg. turbinifex

p. Eg. viridifrons

Figura 11. Penachos de la tibia de las especies del subgénero *Glossurella*.

2a. Tibia media con dos penachos diferenciables . 3

2b. Tibia media con un solo penacho 5

3a. Episternum con punturaciones superficiales y esparcidas, pulido como un espejo; tibia posterior angosta y aguda; penachos anterior y posterior de la tibia media separados (Figs. 11g, 11h) . 4

3b. Episternum con punturaciones profundas y toscas, no pulido como un espejo; tibia posterior ancha y redondeada abajo, escuto bronce; penachos de la tibia media unidos (Fig. 11f) .... ***Eg. dodsoni***

4a. Penacho posterior de la tibia media rudimentario o ausente (Fig. 11g); abdomen azul-verde .... ***Eg. fuscifrons***

4b. Penacho posterior de la tibia media bien desarrollado (Fig. 11h); abdomen bronce .... ***Eg. gorgonensis***

5a. Lengua cerca de dos veces la longitud del cuerpo; abejas grandes (16 mm) azul violeta; penacho anterior de la tibia media tres veces más largo que ancho (Fig. 11b) .... ***Eg. asarophora***

5b. Lengua subigual al cuerpo o más corta; tórax verde o azul-verde; abejas más pequeñas; penacho anterior de la tibia media menos de tres veces más largo que ancho (Figs. 11a, 11j, 11p) 6

6a. Clípeo azul; episternum toscamente punturado; escuto azul oscuro en el frente, verde atrás; escutelo verde; abdomen verde oscuro; abejas de cerca de 9 mm de largo .... ***Eg. parvula***

6b. Clípeo verde o verde parduzco; episternum no punturado toscamente; escuto, escutelo y abdomen verdes; abejas de más de 10 mm de largo 7

7a. Marcas paraoculares blancas bien desarrolladas; abejas de 12 mm de largo .... ***Eg. allosticta***

7b. Marcas paraoculares blancas ausentes; abejas más pequeñas (cerca de 10 mm de largo) .... ***Eg. viridifrons***

8a. Mandíbulas tridentadas 9

8b. Mandíbulas bidentadas 11

9a. Tibia posterior marcadamente abultada atrás, obtusa; penacho posterior de la tibia media subcuadrado (Fig. 11k) .... ***Eg. prasina***

9b. Tibia posterior puntuda, subaguda atrás; penacho posterior de la tibia media subcircular o subtriangular 10

10a. Punturación de T-II densa basalmente hasta lisa en el margen distal; penacho posterior de la tibia media no lobulado (Fig. 11c); abeja verde oscuro de cerca de 9 mm de largo .... ***Eg. augaspis***

10b. Punturación de T-II decreciendo en tamaño sobre una banda amplia; penacho posterior de la tibia media bilobulado (Fig. 11d); abejas generalmente bronce de cerca de 11 mm de largo .... ***Eg. bursigera***

11a. Clípeo azul o azul-violeta 12

11b. Clípeo verde-azul, verde o verde parduzco . 14

12a. Episternum y escuto punturado muy toscamente, tórax y abdomen verde; abejas pequeñas, cerca de 9 mm de largo .... ***Eg. macrorhyncha***

12b. Episternum y escuto punturado no toscamente; tórax y abdómen azul oscuro o verde; abejas de más de 9 mm de largo 13

13a. Abeja toda azul oscuro .... ***Eg. sapphirina***

13b. Abdomen, escutelo y gran parte del escuto verde, parte anterior del escuto azul .... ***Eg. crassipunctata***

14a. Tibia media con tres penachos distintos y separados (Figs. 11m, 11n); escuto y escutelo verdes con brillos dorados 15

14b. Tibia media con dos penachos (Figs. 11i, 11o) 16

15a. Abdomen bronce; T-II punturado muy delicadamente; frente del clípeo verde parduzco con una quilla medial parda; penacho anterior de la tibia media dos veces más largo que ancho (Fig. 11n) .... ***Eg. trinotata***

15b. Abdomen verde; T-II punturado toscamente hacia el centro; frente del clípeo verde-azul con una quilla negra; penacho anterior de la tibia media cerca de cuatro veces más largo que ancho (Fig. 11m) .... ***Eg. stilbonota***

16a. Parte basal de T-II con una banda pulida muy pronunciada (sin punturación); parte posterior de la frente verde con brillos dorados; escuto todo verde oscuro con brillos dorados; penacho posterior de la tibia media subcircular, penacho anterior elíptico-ovoide, por lo menos dos veces más largo que el posterior (Fig. 11i); tibia posterior triangular, subaguda .... ***Eg. laevicincta***

16b. T-II punturado densamente en la parte basal; parte superior de la frente azul; escuto azul anteriormente, luego verde dorado; penacho posterior de la tibia media más grande que el anterior, subcircular, penacho anterior deltoide-oblongo (Fig. 11o); tibia posterior subtriangular, estrechamente obtusa .... ***Eg. turbinifex***

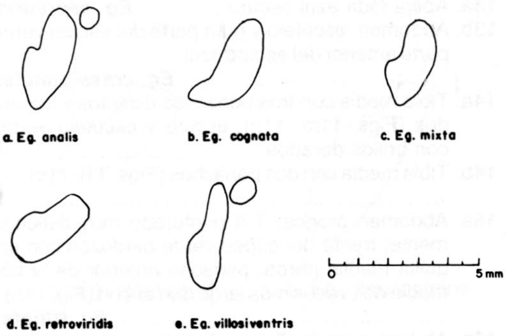
SUBGÉNERO *EUGLOSSA:* es el más grande y tiene las especies más difíciles de identificar, especialmente las verdes pequeñas del Amazonas. En Colombia se han encontrado hasta el momento 32 especies (Tabla 1).

Clave para los machos de las especies del subgénero *Euglossa*, Grupos de especies *analis*-VIII, *cybelia*-X, *purpurea*-XI y *cordata*-XII, presentes en Colombia. (Modificada de Dressler, 1982b para las especies de los grupos *analis* y *cybelia*).

1a. Marcas paraoculares blancas presentes; clípeo y área circundante verde o azul 2

1b. Marcas paraoculares blancas ausentes; clípeo y área circundante azul oscuro (Grupo *cybelia*-X) 4

2a. Penacho anterior de la tibia media ligeramente dividido, no se diferencian lóbulos (Fig. 12); abejas azul-violeta oscuro con tergitos terminales verdes o bronce (Grupo *analis*-VIII) 9



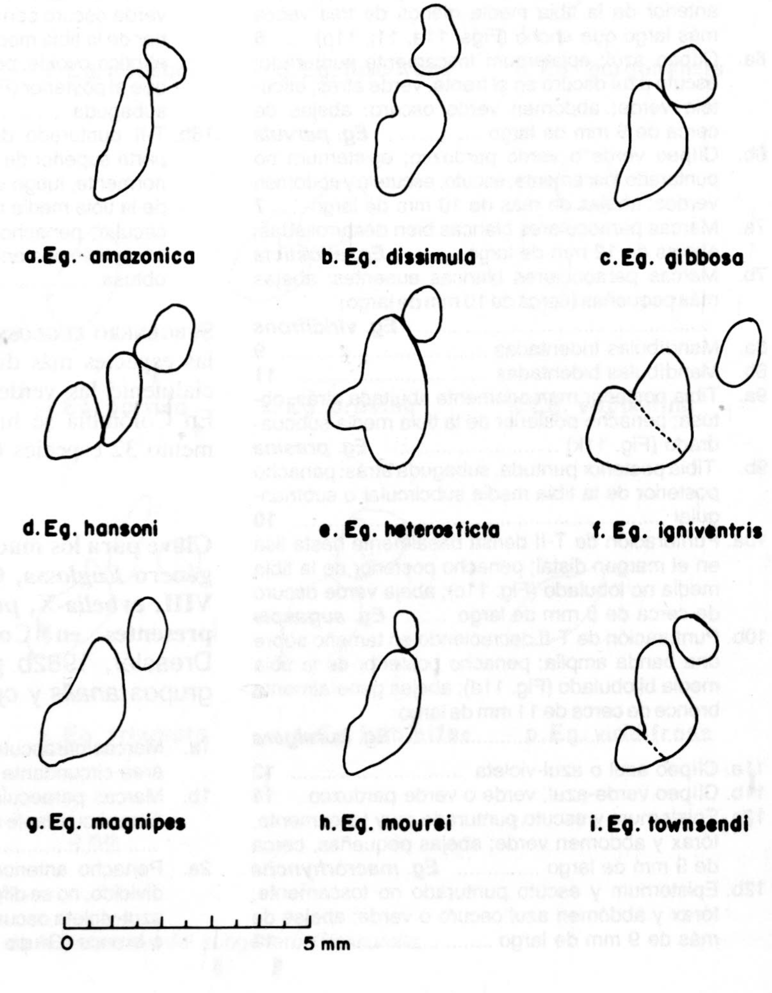
a. Eg. analis b. Eg. cognata c. Eg. mixta d. Eg. retroviridis e. Eg. villosiventris

Figura 12. Penachos de la tibia media de las especies del subgénero *Euglossa*. Grupo *analis* - VIII.

2b. Penacho anterior de la tibia media profundamente dividido, con dos lóbulos bien definidos (Figs. 13, 14); abejas verdes, algunas especies con brillos rojizos en el tórax y el abdomen; E-II con dos penachos de pelos ampliamente separados .. 3

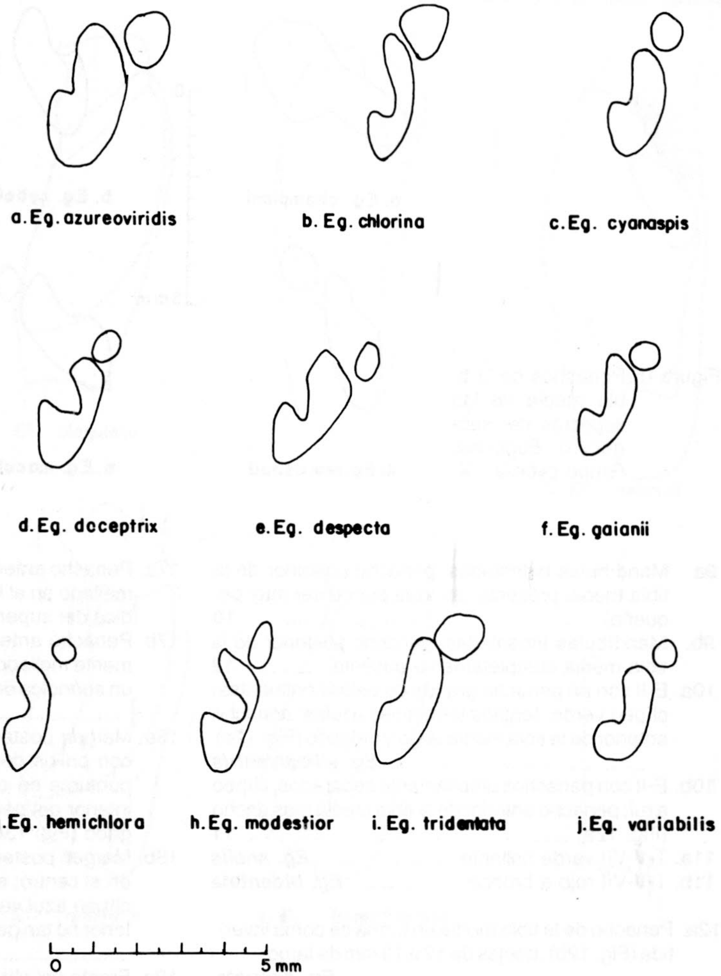
3a. Penacho anterior pequeño, más ancho que largo y más ensanchado en el centro que hacia los extremos (Fig. 13); lóbulo inferior del penacho anterior pequeño, usualmente con pelos largos y claros, parece un apéndice agregado al lóbulo superior (en unas pocas especies el lóbulo inferior no se distingue y el penacho completo es más bien triangular); escuto usualmente convexo, visto por encima; tibia posterior romboide, grande y convexa (Grupo *purpurea*-XI) 14

3b. Penacho anterior más grande, más largo que ancho y adelgazado en el centro; lóbulo inferior del penacho anterior de la tibia media subigual al superior o más grande (Fig. 14); escutelo usualmente con una depresión medial, visto por encima;



a. Eg. amazonica b. Eg. dissimula c. Eg. gibbosa d. Eg. hansoni e. Eg. heterosticta f. Eg. igniventris g. Eg. magnipes h. Eg. mourei i. Eg. townsendi

Figura 13. Penachos de la tibia media de las especies del subgénero *Euglossa*. Grupo *purpurea* - XI.


a. Eg. azureoviridis b. Eg. chlorina c. Eg. cyanaspis

d. Eg. deceptrix e. Eg. despecta f. Eg. gaianii

g. Eg. hemichlora h. Eg. modestior i. Eg. tridentata j. Eg. variabilis

Figura 14. Penachos de la tibia media de las especies del subgénero *Euglossa*. Grupo *cordata* - XII.

tibia posterior romboide y más pequeña que en el grupo XI (Grupo *cordata*-XII) **21**

4a. E-II con un solo penacho de pelos confluentes; escuto dorado o bronce; penacho posterior de la tibia media ausente, penacho anterior subcuadrado, lóbulo inferior alargado (Fig. 15a) .... ***Eg. championi***

4b. E-II con dos penachos pequeños y ampliamente separados; escuto dorado, verde o azul; penacho posterior de la tibia media presente, penacho anterior oblongo, mellado en el lóbulo superior (Figs. 15c, 15d, 15e, 15f) **5**

5a. Abdomen azul-violeta; penacho anterior de la tibia media en forma de paramecio (Fig. 15b) .... ***Eg. cybelia***

5b. Abdomen verde oscuro o verde azul; penacho anterior de la tibia media en forma de coma o profundamente mellado **6**

6a. Penacho anterior de la tibia media claramente bilobulado (Figs. 15e, 15f); labro usualmente con una mancha pardo-oscura **7**

6b. Penacho anterior de la tibia media en forma de coma; labro usualmente con dos manchas translúcidas **8**

7a. Lengua subigual a la longitud del cuerpo; pelos del escuto completamente negros .... ***Eg. nigropilosa***

7b. Lengua alcanza E-II; pelos del escuto gris claro .... ***Eg. maculilabris***

8a. Punturación del escuto densa, con punturas grandes, cerca de dos veces el diámetro de las punturas más pequeñas y numerosas; frente del escuto azul oscuro .... ***Eg. ioprosopa***

8b. Punturación del escuto dispersa, punturas de diferentes tamaños; escuto dorado ***Eg. dresslerei***

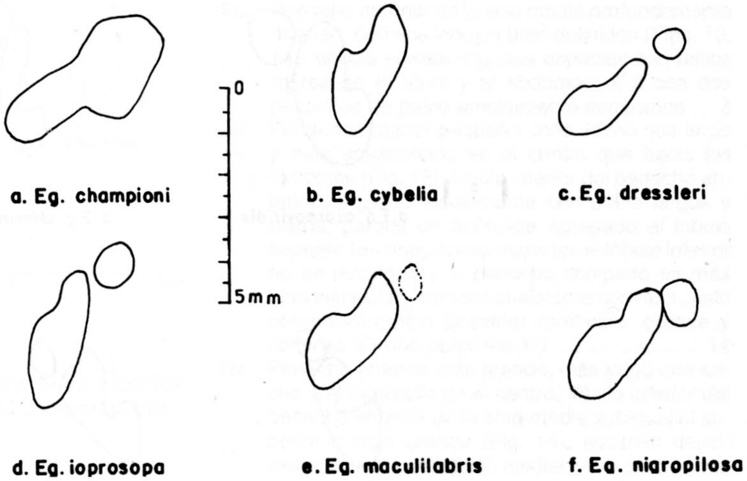


Figura 15. Penachos de la tibia media de las especies del subgénero *Euglossa*. Grupo *cybelia* - X.

9a. Mandíbulas bidentadas; penacho posterior de la tibia media presente (aunque puede ser muy pequeño) **10**

9b. Mandíbulas tridentadas; penacho posterior de la tibia media completamente ausente **12**

10a. E-II con un penacho grande de pelos confluentes; clípeo verde; tergitos terminales azules; penacho anterior de la tibia media largo y delgado (Fig. 12e) .... ***Eg. villosiventris***

10b. E-II con penachos ampliamente separados; clípeo azul; penacho anterior de la tibia media más ancho (Fig. 12a) **11**

11a. T-V-VII verde brillante .... ***Eg. analis***

11b. T-V-VII rojo a bronce .... ***Eg. bidentata***

12a. Penacho de la tibia media en forma de coma invertida (Fig. 12b); abejas de 12 a 13 mm de largo .... ***Eg. cognata***

12b. Penacho de la tibia media oblongo, en forma de paramecio; abejas de 10 a 11 mm de largo . **13**

13a. Penacho de la tibia media ligeramente mellado (Fig. 12d); T- V-VII verde .... ***Eg. retroviridis***

13b. Penacho de la tibia media profundamente mellado (Fig. 12c); T-V-VII rojo bronce .... ***Eg. mixta***

14a. Frente del clípeo azul-violeta o azul-verde; penacho anterior de la tibia media dividido en dos lóbulos distintos **15**

14b. Frente del clípeo verde; penacho anterior de la tibia media largo, semicircular, débilmente mellado, más claro en el frente (Fig. 13c) . ***Eg. gibossa***

15a. Lóbulo inferior del penacho anterior más pequeño o subigual al lóbulo superior **16**

15b. Lóbulo inferior del penacho anterior de la tibia media más grande que el lóbulo superior.... **21**

16a. Lóbulo inferior del penacho anterior notoriamente más pequeño que el superior **17**

16b. Lóbulo inferior del penacho anterior de la tibia media subigual al superior **19**

17a. Penacho anterior de la tibia media profundamente mellado en el lóbulo inferior, éste parece un apéndice del superior (Figs. 13e, 13i) **18**

17b. Penacho anterior de la tibia media no profundamente mellado en el lóbulo inferior, éste no parece un apéndice del superior (Fig. 13a) .... ***Eg. amazonica***

18a. Margen posterior del escutelo casi plano; escuto con brillos dorados o bronce y dos tamaños de punturas en el frente; clípeo azul-violeta; lóbulo inferior del penacho anterior muy pequeño y alargado (Fig. 13e) .... ***Eg. heterosticta***

18b. Margen posterior del escutelo ligeramente giboso en el centro; escuto verde, punturación uniforme; clípeo azul verde; lóbulo inferior del penacho anterior no tan pequeño ni alargado (Fig. 13i) .... ***Eg. townsendi***

19a. Frente del clípeo azul-verde; lóbulos del penacho anterior de la tibia media separados; escuto, escutelo y abdomen rojos; lóbulo inferior subigual al penacho posterior (Fig. 13d) .... ***Eg. hansoni***

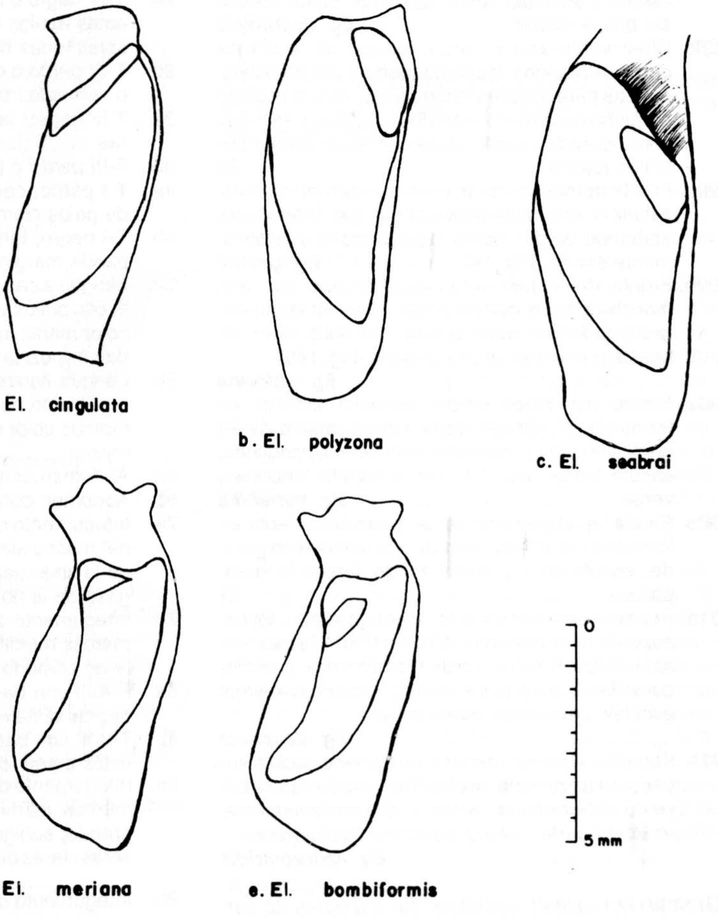
19b. Frente del clípeo azul-violeta; lóbulos del penacho anterior de la tibia media unidos; escuto y escutelo verde dorado; abdomen rojo bronce **20**

20a. Penacho posterior de la tibia media más pequeño que el lóbulo superior del penacho anterior (Fig. 13f) .... ***Eg. igniventris***

20b. Penacho posterior de la tibia media más grande que el lóbulo superior del penacho anterior (Fig. 13b) .... ***Eg. dissimula***

21a. Lengua alcanza E-II; lóbulo superior del penacho anterior de la tibia media ancho y corto (Fig. 13g) .... ***Eg. magnipes***

21b. Lengua subigual al cuerpo; lóbulo superior del penacho anterior de la tibia media más estrecho y oscuro, lóbulo inferior claro (Fig. 13h) .... ***Eg. mourei***



a. El. cingulata

b. El. polyzona

c. El. seabrai

d. El. meriana

e. El. bombiformis

Figura 16. Estructura de la tibia media de los machos de *Eulaema.*

22a. Lóbulos superior e inferior del penacho anterior de la tibia media separados claramente (Fig. 14d) .... ***Eg. modestior***

22b. Lóbulos superior e inferior del penacho anterior de la tibia media unidos **23**

23a. Lóbulo inferior del penacho anterior de la tibia media subigual al superior o más pequeño . **27**

23b. Lóbulo inferior del penacho anterior de la tibia media mayor que el superior **24**

24a. Marcas paraoculares blancas completas, sin espacios abajo cerca de la mandíbula; mandíbulas tridentadas .... ***Eg. tridentata***

24b. Marcas paraoculares blancas o pardas no completas con un espacio abajo, cerca de la mandíbula; mandíbulas bidentales **25**

25a. Lado anterior del escapo de la antena negro; marcas paraoculares muy delgadas y cortas, pardas, casi imperceptibles, en ejemplares, en otros claramente definidas; escuto y escutelo verde dorado; abdomen verde oscuro; lóbulo inferior del penacho anterior menos del doble de ancho que el superior (Fig. 14g) .... ***Eg. hemichlora***

25b. Lado anterior del escapo de la antena la mitad color marfil; marcas paraoculares estrechas, blancas, visibles; tórax y abdomen verde con brillos dorados; lóbulo inferior del penacho anterior el doble de ancho que el lóbulo superior **26**

26a. Penacho anterior de la tibia media en forma de quijada, lóbulo superior corto (Fig. 13d) .... ***Eg. deceptrix***

26b. Penacho anterior de la tibia media no en forma de quijada, lóbulo superior largo y estrecho .... ***Eg. liopoda***

27a. Lóbulos del penacho anterior de la tibia media subiguales **28**

27b. Lóbulo inferior del penacho anterior de la tibia media más pequeño que el superior **30**

28a. Clípeo azul o azul-violeta; escapo con una mancha blanca grande; marcas paraoculares blancas completas; sin espacio cerca de la mandíbula;

escuto y escutelo verde; abdomen verde dorado sin brillos rojizos .... ***Eg. cyanaspis***

28b. Clíeo verde-azul o verde; escapo de la antena con una mancha marfil pequeña o sin manchas; marcas paraoculares incompletas, con un espacio pequeño cerca de la mandíbula; escuto y escutelo verde-dorado o verde; abdomen verde dorado con brillos rojizos **29**

29a. Frente del clípeo verde; escapo negro sin marcas; escuto y escutelo verde-dorado con brillo rojizo; abdomen verde; lóbulo superior corto y relativamente ancho (Fig. 14f) .... ***Eg. gaianii***

29b. Frente del clípeo verde-azul; escapo con una mancha blanca; escuto verde; escutelo verde-dorado; abdomen verde-dorado con brillo rojizo; lóbulo superior más largo y delgado (Fig. 14b) .... ***Eg. chlorina***

30a. Frente del clípeo verde; penacho anterior en forma de "j", lóbulos formando un ángulo de 90 grados (Fig. 14 j); penacho posterior muy pequeño; escuto verde; escutelo verde-dorado, abdomen verde .... ***Eg. variabilis***

30b. Frente del clípeo azul-verde; penacho anterior en forma de paramecio; penacho posterior más grande; escuto azul y verde, verde-dorado o verde oscuro **31**

31a. Penacho anterior profundamente mellado, lóbulo superior relativamente estrecho (Fig. 14e); escuto azul anteriormente, verde medialmente y verde-dorado en la parte posterior o completamente verde; escutelo y abdomen verde- dorado .... ***Eg. despecta***

31b. Penacho anterior ligeramente mellado, lóbulo superior relativamente ancho (Fig. 14a); escuto azul-verde anteriormente, verde dorado posteriormente; escutelo verde- dorado; abdomen verde-oscuro .... ***Eg. azureoviridis***

GÉNERO EULAEMA Lepeletier: las especies de *Eulaema* son comunes, conspicuas y están ampliamente distribuidas. Son abejas grandes (20-30 mm de largo), peludas, no metálicas y con colores amarillos, naranja y negro (Dressler, 1982). Estas abejas no son particularmente estacionales y pueden encontrarse durante todo el año. Los nidos son construidos con barro, resina y algunas veces materia fecal y recubiertos internamente con cera. Las hembras construyen las celdas en cavidades preexistentes (Kimsey, 1987).

Clave para las especies de *Eulaema* presentes en Colombia (Modificada de Dressler, 1979).

1a. Abdomen con una a cuatro bandas negras, bordeadas por setas claras basal y distalmente . **6**

1b. Abdomen sin bandas negras, T-I-III pueden ser negros pero nunca están bordeados por setas claras basalmente **2**

2a. T-IV negro o negro y pardo oscuro, tergitos terminales azules con setas pardas, las hembras con setas todas negras .... ***El. nigrita***

2b. T-IV pardo o crema, tergitos terminales no azules o con setas pardas **3**

3a. T-III negro; segmentos terminales con setas claras .... ***El. leucopyga***

3b. T-III pardo o pardo rojizo **4**

4a. T-I pardo; cada tergito con una banda marginal de pelos claros .... ***El. mocsaryi***

4b. T-I negro; tergitos restantes usualmente sin una banda marginal distinguible de pelos claros .. **5**

5a. Lengua alcanzando E-IV o V; integumento de T-II-III con brillos verdosos, cara del macho sin marcas color marfil; setas de T-II pueden ser negras, pardas o mezcladas .... ***El. speciosa***

5b. Lengua escasamente más larga que el tórax; integumento de T- II-III negro; cara del macho con marcas color marfil; setas de T-II pardas o pardo-rojizas .... ***El. polychroma***

6a. Abdomen con sólo una banda negra **7**

6b. Abdomen con tres o cuatro bandas negras ... **8**

7a. Integumento de T-II-III con brillos azul-verde; cara del macho sin marcas color marfil; lunar afelpado de la tibia media menos de dos tercios de la longitud de la tibia .... ***El. bomboides***

7b. Integumento de T-II-III negro; cara del macho con marcas martil; lunar afelpado de la tibia media tan largo como la tibia (Fig. 16a) ...... ***El. cingulata***

8a. T-II-III con bandas de setas claras basalmente y negras distalmente .... ***El. peruviana***

8b. T-II-III con bandas de setas negras basalmente y setas claras distalmente **9**

9a. Integumento de T-II-III negro; cara del macho con marcas marfil; lunar afelpado de la tibia media grande, subigual en anchura y longitud a la tibia; setas claras del abdomen todas color paja clara .... ***El. boliviensis***

9b. Integumento de T-II-III con brillos verdes o verde-azules; cara del macho sin marcas marfil; lunar afelpado de la tibia media pequeño (Fig. 16d, 16e); setas de los tergitos terminales casi siempre rojas o pardas **10**

10a. Distancia clípeo-orbital inferior muy estrecha (un tercio de la distancia clípeo orbital superior) (Fig. 17b); lunar afelpado de la tibia media ancho arriba, terminando en una punta marcada abajo (Figs. 16b, 16c); E-V del macho casi recto en el margen distal, sin una franja marginal de setas largas (Fig. 18b) **11**

10b. Distancia clípeo-orbital inferior más ancha (cerca e la mitad de la distancia clípeo-orbital superior) (Figs. 17c, 17d); lunar afelpado de la tibia media del macho estrechamente oblongo, no marcadamente puntudo abajo (Fig. 16d, 16e); margen distal de E-V del macho cóncavo medialmente, con una franja de setas largas (Figs. 18c, 18d) .. **12**

11a. Abejas pequeñas (18-22 mm de largo); lunar afelpado de la tibia media agudo abajo (Fig. 16b); tergitos terminales pardos .... ***El. polyzona***

11b. Abejas más grandes (22-25 mm de largo); lunar afelpado obtuso abajo (Fig. 16c); setas de los

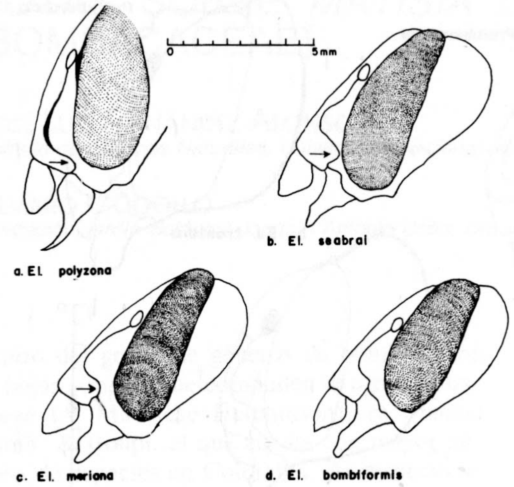


Figura 17. Cabezas de *Eulaema*.

tergitos terminales amarillo pálido, pardas o rojas .... ***El. seabrai***

12a. Integumento de T-II-III azul-negro; margen distal de E-V del macho con una fila sencilla o doble de setas largas (Fig. 18c) .... ***El. meriana***

12b. Integumento de T-II-III con brillos azul-verde o verde; E-V del macho con setas en todo cortas bien visibles, setas del margen distal ligeramente más largas que las otras (Fig. 18d) .... ***El. bombiformis***

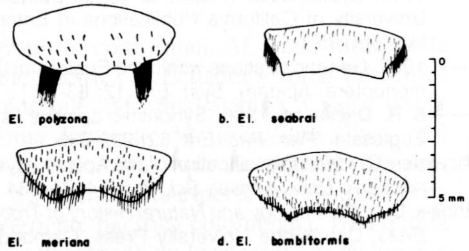


Figura 18. Esternito V de *Eulaema*. (Redibujados de Dressler, 1979).

GÉNERO EXAERETE Hoffmannsegg: las especies de este género son parásitas de los nidos de *Eulaema* y *Eufriesea*. Son abejas relativamente grandes (entre 15-28 mm de largo) con colores verde, verde azuloso o azul brillante. Las especies se distribuyen desde el Norte de México hasta Argentina (Kimsey, 1987; Dressler, 1982).

Clave para las especies de *Exaerete* presentes en Colombia. (Modificada de Kimsey, 1979; Dressler, 1987).

1a. Hendidura de la tibia posterior alcanza el margen distal (Figs. 5b, 5c, 5d) margen posterior del escutelo convexo o recto (Figs. 6b, 6c, 6d); frente con o sin protuberancia (Figs. 19b, 19c, 19d) **2**

1b. Hendidura de la tibia posterior no alcanza el margen distal (Fig. 5a); margen posterior del escutelo cóncavo (Fig. 6a); frente con una protuberancia muy visible (Fig. 19a) .... ***Ex. dentata***

2a. Palpo labial 4-segmentado; fémur posterior del macho con dentículos alargados y un protuberancia submedial muy notoria en los márgenes interno y externo inferiores (Fig. 5d); margen posterior del escutelo recto (Fig. 6d) .... ***Ex. trochanterica***

2b. Palpo labial 2-segmentado; fémur posterior del macho con pocas o ninguna protuberancia en el margen interno **3**

3a. Frente con una protuberancia central muy visible (Fig. 19b); escutelo sin tubérculo central (Fig. 6b); fémur posterior del macho basalmente deprimido y con un diente medial grande (Fig. 5b); margen interno inferior de la tibia posterior de la hembra con protuberancia (Fig. 5e) .... ***Ex. frontalis***

3b. Frente sin protuberancia central (Fig. 19c); escutelo con tubérculo central muy visible (Fig. 6c); fémur posterior del macho no deprimido basalmente y sin un diente medial grande (Fig. 5c); margen inerno inferior de la tibia posterior de la hembra sin protuberancia (Fig. 5f) .... ***Ex. smaragdina***

Agradecimientos

Al profesor Rubén Restrepo y los doctores Ingeborg de Polanía y Lázaro Posada por el acceso a las colecciones del Instituto de Ciencias Naturales y la Colección Entomológica "Luis María Murillo" del ICA, respectivamente. Al Dr. Robert Dressler por la identificación de material colombiano, el envío de una colección de referencia y material bibliográfico. A los Drs. L. Kimsey y N.H. Williams por el envío de material bibliográfico. A Edgar Palacio, Xatlí Martínez, Edith Bonilla y Alberto Acosta por la elaboración de las gráficas de este trabajo. A los Drs. Adolfo Molina, Ingeborg de Polanía y David Roubik y a los biólogos Fernando Fernández y Alberto Acosta por la revisión crítica del manuscrito.

Literatura Citada

BONILLA-GÓMEZ, M.A. 1991. Abejas Euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae: Euglossinae). Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad

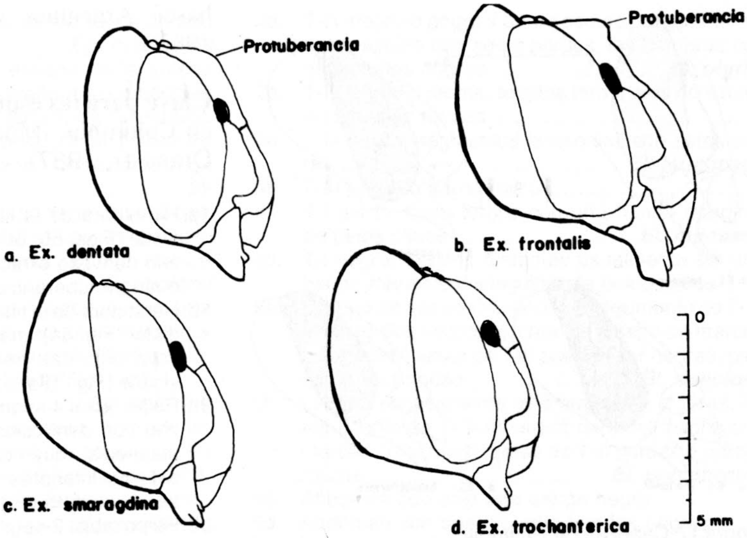


Figura 19. Cabezas de *Exaerete*. (Redibujado de Kimsey, 1979).

de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Dressler, R. 1978a. An infrageneric classification of *Euglossa*, with notes on some features of special taxonomic importance (Hymenoptera: Apidae). *Rev. Biol. Trop.* 26: 187-198.

——.1978b. New species of *Euglossa* from Mexico and Central América. *Rev. Biol. Trop.* 26: 167-185.

——.1979. *Eulaema bombiformis, E. meriana* and Mullerian Mimicry in related species (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* 11: 144-151.

——.1982a. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 373-394.

——.1982b. New species of *Euglossa*. II. (Hymenoptera: Apidae). *Rev. Biol. Trop.* 30: 121-129.

——.1982c. New species of *Euglossa*. III. The *bursigera* species group (Hymenoptera: Apidae). *Rev. Biol. Trop.* 30: 131-140.

——.1982d. New species of *Euglossa*. IV. The *cordata* and *purpurea* species groups (Hymenoptera: Apidae). *Rev. Biol. Trop.* 30: 141-150.

——.1985. Euglossine Bees (Hymenoptera: Apidae) of the Tambopata Reserved Zone, Madre de Dios, Peru. *Rev. Per. Ent.* 27: 75-79.

——.1987. A. key to the male euglossine bees of Mexico and Central America (Hymenoptera: Apidae). Mimeografiado.

Gilbert, L. 1980. Food web organization and the conservation of Neotropical diversity, p. *In* M. Soule and B. Wilcox (eds.). Conservation Biology Sinauer Ass, Massachussetts.

Kimsey, L. 1979. An Ilustrated key to the genus *Exaerete* with description of male genitalia and biology (Hymenoptera: Euglossini, Apidae). *Jour. Kansas Entomol. Soc.* 52: 735-746.

——.1982. Systematics of Bees of genus *Eufriesea*. University of California Publications in Entomology vol. 95.

——.1987. Generic relations within the Euglossini (Hymenoptera: Apidae). *Syst. Ent.* 12: 63-72.

—— **& R. Dressler.** 1986. Synonimic species list of Euglossini. *Pan. Pac. Ent.* 62: 229-236.

Michener, C. 1990. Classification of the Apidae (Hymenoptera). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 54: 75-164.

Roubik, D. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge. 514 pp.